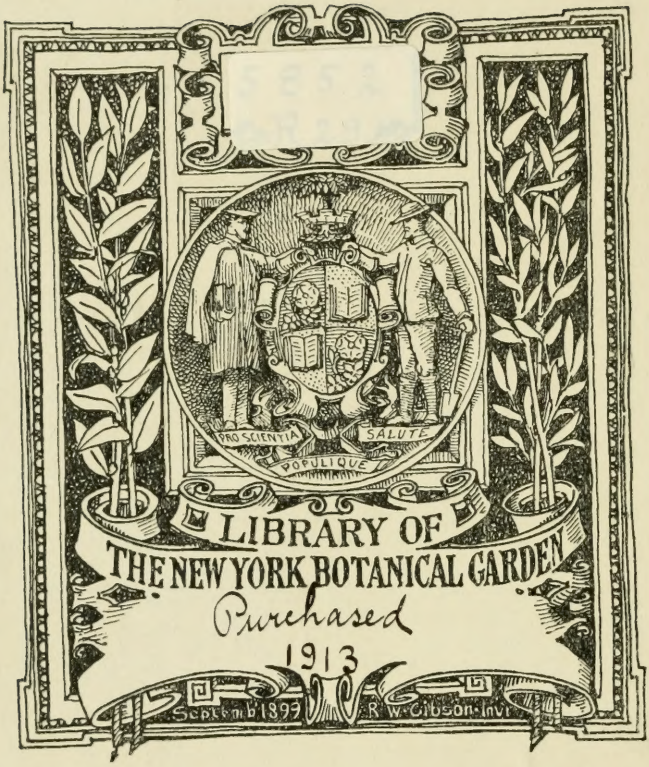

PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1913
Septemb 1895
R. W. Gibson. Invt

August Renvall.

Die periodischen Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze.

Helsingfors 1912.

Die periodischen Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze.

Von

August Renvall.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Wird mit Genehmigung der Philosophischen Fakultät der Kaiserl. Alexander-Universität in Helsingfors am 17. April 1912 um 10 Uhr vormittags im Hist.-Philolog. Auditorium zur öffentlichen Verteidigung vorgelegt.

Helsingfors 1912.

.P5
R43

HELSINGFORS 1912
J. Simelii Arvingars Boktryckeriaktiebolag.

VORWORT.

Die vorliegende Arbeit basiert auf einem Teil der Ergebnisse meiner im Auftrag der Forstdirektion Finlands in den Sommern 1909, 1910 und 1911 ausgeführten Untersuchungen über die Bedingungen der natürlichen Verjüngung der Kiefer in den von der polaren Grenze des Kiefernwaldes durchzogenen Revieren Enare und Utsjoki (etwa zwischen 68 $^1/_2{}^\circ$ und 70° n. Br.). Erfahrungen, die ich auf einer im Frühjahr 1910 unternommenen Reise in den im nördlichsten Teil Schwedens gelegenen Kirchspielen Karesuando, Jukkasjärvi und Pajala gemacht habe, sind zum Vergleich herangezogen.

Der Verfasser.

Inhalt.

Seite

Einleitung . . . . . V—XII

A. **Die Blütenbildung.**

I. Material und Untersuchungsmethoden 1
II. Die männliche Blütenbildung 6
III. Die weibliche Blütenbildung 21
IV. Die Sterilität 32
V. Die Geschlechtsdivergenz 41
VI. Die Individualität in der Blütenbildung 60
VII. Korrelative Erscheinungen 73
VIII. Einfluss des Alters, der Zuwachsverhältnisse und der Standortsbedingungen auf die Blütenbildung 80

B. **Zapfenentwicklung und Samenproduktion.**

I. Produktivität der Zapfenbildung 88
II. Variabilität der Zapfenqualität 101
III. Jährliche und örtliche Verschiedenheiten der Zapfenqualität . . . 114
IV. Die Samenjahre an der Waldgrenze 128

Verzeichnis der Abkürzungen 150
Zitierte Arbeiten 151
Karte des Untersuchungsgebietes.

Einleitung.

Im Folgenden sind die periodischen Erscheinungen der Blütenbildung, der Zapfenentwicklung und der Samenproduktion — als die ersten Bedingungen der Reproduktion — behandelt. Bis jetzt sind keine eingehenden Untersuchungen über die Reproduktion der Kiefer an der Waldgrenze erschienen. Doch sollen die wichtigsten Literaturangaben kurz erwähnt werden.

Die periodischen Erscheinungen in der *Blütenbildung* der Kiefer haben nur wenig die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Meines Wissens liegen noch keine Angaben über die Häufigkeit der reichen Blütejahre an der Waldgrenze vor. Auch die Frage, ob die Blütenbildung gegen die Waldgrenzen schwächer wird, ist noch nicht beantwortet. Schroeter[1]) findet es theoretisch möglich, dass es eine „Grenze des Blühens" gibt. Örtenblad[2]) sagt, dass die Blütenbildung der Kiefer an der „Vegetationsgrenze" schwach wird, ohne diese Auffassung jedoch näher zu begründen. Die Angaben über die Geschlechtsverteilung bei der Kiefer sind ebenso dürftig. Sylvén[3]) hat der Frage eine oberflächliche Untersuchung gewidmet. Sonst liegen in der Literatur nur vereinzelte Angaben vor. Einhäusige Kiefern sind gelegentlich beobachtet worden, und zwar nicht nur in den arktischen Gegenden, sondern auch weit südlicher, wie in Deutschland[4]). Aller-

[1]) Schroeter, A., Das Pflanzenleben der Alpen, Zürich 1908, S. 22.

[2]) Örtenblad, Th. Om den högnordiska tallformen. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 13, Afd. III, N:o 11, 1888, S. 29.

[3]) Sylvén, N. Om könsfördelningen hos tallen. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1908, S. 73.

[4]) Hartig, Th. Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands, Berlin 1851, S. 54.

dings wird der Diöcismus der Kiefer als namentlich für die polaren Wälder charakteristisch erwähnt[1]). Es soll sich insbesondere um das Vorkommen von rein männlichen Individuen handeln[2]), während rein weibliche Bäume selten wären[3]). Die jahraus jahrein reich männlich blühenden Kiefern haben schon seit langem die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, weil die absatzweise gestellten Nadeln derselben leicht in die Augen fallen[4]). v. Heufler[5]) hat solche „abweichende Föhrenformen" in Steiermark und Tirol beobachtet. Er sagt: „Was aber dem Baume das sonderbarste Ansehen giebt, sind die absatzweise gestellten Nadeln", und weiter: „Der Grund dieser Erscheinung liegt in dem Umstande, dass solche anormale Aeste bloss männliche Blüthen tragen." Eine ähnliche „interessante Form" von *Pinus silvestris* und *v. engadinensis* mit quirlförmig gestellten Kurztrieben wird von Beissner[6]) erwähnt (abgebildet in *Gardeners Chronicle* v. 31. Okt. 1903). Zweige der *Pinus silvestris L. forma monticola Schröt.*, welche 8 Jahre hinter einander männliche Blüten getragen haben, sind von Kirchner, Loew und Schröter[7]) abgebildet worden. Weitere Angaben über die Blütenbildung der Kiefer aus der Literatur finden sich im Texte. Ich möchte nur noch einige ähnliche Erfahrungen über andere Holzarten

---

[1]) Norman, J. M. Indberetning fra Skogdirektøren 1875—1880, Kristiania 1883, S. 90.

—„—, Norges arktiske Flora, Bd. II, Kristiania 1895. Hier wird S. 503 angegeben: „I de nordlige Trakter optræder den ofte med særskilte han- og hun-træer".

Hagemann, A. Furuens Frøsætning og Konglernes Indsamling under de nordligere Breddegrader. Den norske Forstforenings Aarbog 1886, S. 128.

Sylvén, N. Om könsfördelningen hos tallen, S. 84.

[2]) Norman, J. M. Indberetning fra Skogdirektøren, S. 90.

[3]) Örtenblad, Th. (Anteckningar om trädens biologi, S. 42) setzt die Unterdrückung des männlichen Geschlechtes auf Rechnung der Überjährigkeit. (Siehe auch Holmerz, C. G. und Örtenblad, Th. Om Norrbottens skogar. Bihang till Domänstyrelsens årsberättelse 1885, S. 13).

[4]) Norman, J. M. Indberetning fra Skogdirektøren, S. 90.

Wichura, M. „Flora", Regensburg 1859, S. 393 (nach Sylvén, l. c.).

[5]) v. Heufler. *Pinus sylvestris.* Botan. Ztg. 1843, S. 287.

[6]) Beissner, L. Mitteil. d. deutschen dendrologischen Ges. 1903, S. 128.

—„—. Handbuch der Nadelholzkunde, Berlin 1909, S. 444.

[7]) Kirchner, O., Loew, E. und Schröter, C. Die Coniferen und Gnetaceen Mitteleuropas, Stuttgart 1906, S. 191.

herbeiziehen. *Pinus montana* zeigt nach Schroeter[1]) häufig eine Tendenz zur „Zweihäusigkeit" indem die einen Exemplare oft vorwiegend Pollenblüten, die anderen vorwiegend Zapfen produzieren. Die beiderlei Bäume sollen schon von weitem erkenntlich sein (l. c., S. 76): „beim männlichen Baum sind die Nadeln weit herunter an den Ästen in lauter Quirle angeordnet, die durch grosse Zwischenräume getrennt sind: diese leeren Stellen entsprechen den abgefallenen männlichen Blüten früherer Jahre. — — Solche Bäume wurden von Beissner — — als neue Wuchsform (var. *equisetiformis)* beschrieben". Tubeuf[2]) hat seitdem gezeigt, dass die Beissner'sche *v. equisetiformis* keine besondere Abart ist. Nach Nördlinger[3]) kommen zweihäusige Individuen von *P. montana* ziemlich häufig vor. Nach Sendtner[4]) hat v. Kremplhuber rein männliche, quirlnadelige Exemplare von *Pinus Mughus* gefunden, und Wimmer[5]) lässt sich durch die Beobachtung solcher Exemplare verleiten *Pinus Pumilio* für einen Diöcisten zu halten. Sendtner (l. c., S. 528) hat eine einzelne bloss männliche Blüten tragende Fichte angetroffen. Örtenblad[6]) fand bei der Birke vereinzelte ältere Individuen, die nur weiblich blühten. Von Interesse ist weiter, dass[7]) unter zweihäusigen Arten einhäusige Individuen vorkommen können; so sollen sich z. B. *Juniperus communis* (nach Vaucher[8]) und Boesemann[9])) und *Taxus baccata* (nach Sanio u. a.) verhalten. Schliesslich mag noch erwähnt werden, dass gewisse Pflanzen unter verschiedenen äusseren Bedingungen eine

---

[1]) Schroeter, A. Das Pflanzenleben der Alpen, S. 75.

[2]) Tubeuf, Fr. v. Pinus montana Mill. equisetiformis ist keine besondere Wuchsform. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft, 2. Jahrg., 1904.

[3]) Nördlinger, H. Deutsche Forstbotanik, Stuttgart 1874—1876, Bd. II, S. 386.

[4]) Sendtner, O. Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns, München 1854, S. 528.

[5]) Wimmer, Fr. Flora silesiaca, 1829, Bd. II, S. 335.

[6]) Örtenblad. Th. Anteckningar om trädens biologi, S. 42.

[7]) nach Kirchner, Loew, Schröter, Die Coniferen und Gnetaceen Mitteleuropas, S. 74 und 298.

[8]) Vaucher, J. P. Histoire physiologique des plantes d'Europe, ou Exposition des phénomènes qu'elles presentent dans diverses périodes de leur développement, Paris 1841.

[9]) Boesemann. Mitteil. Thür. bot. Ver., N. F., 11. Heft, 1897, S. 7.

verschiedene Geschlechtsverteilung aufweisen können. So hat Vahl auf Grönland beobachtet (nach Loew [1]), dass von *Rubus Chamaemorus* streckenweise nur weibliche Blüten zu finden waren, während in anderen Gegenden nur männliche Blüten hervorgebracht wurden. Der hervorragende Einfluss der äusseren Bedingungen auf die Geschlechtsverteilung ist wahrscheinlich die Ursache dazu, dass z. B. *Empetrum nigrum* von verschiedenen Autoren bald als monöcisch, bald als diöcisch [2]) und bald als polygam bezeichnet worden ist.[3])

Die *Zapfenentwicklung* und insbesondere die *Samenproduktion* an der Waldgrenze finden in der Literatur öfters Erwähnung, an exakten Untersuchungen fehlt es aber so gut wie ganz. Es wird z. B. behauptet [4]), dass der Zapfenertrag gegen die polaren und die alpinen Waldgrenzen abnehme, doch werden keine Belege dafür beigebracht. Auch die Grösse der Zapfen dürfte, nach Hagemann, Örtenblad [5]) u. a., gegen Norden abnehmen; Schottes [6]) entgegengesetzte Auffassung wird durch seine eigenen Ziffern widerlegt (vgl. S. 113). In gewissen Jahren wird die Zapfenentwicklung gehemmt.[7]) Diese Er-

[1]) Loew, E. Blütenbiologische Floristik, Stuttgart 1894, S. 98.

[2]) Im botanischen Garten zu Uppsala soll sich ein Exemplar befinden, welches das eine Jahr männlich, das andere Jahr weiblich geblüht hat.

[3]) Loew, l. c., S. 100; als polygam bezeichnet.

Skottsberg, C. Blütenbiologische Beobachtungen im arktischen Teil von Schwedisch Lappland 1900. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Band 27, Afd. III, N:o 2, S. 12, 13. Hier auch Literaturangaben.

[4]) Örtenblad, Th. Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna, S. 23.

Westerlund, O. (Barrträdens föryngring i fjälltrakterna. Tidskrift för Skogshushållning 1893, S. 92) gibt dasselbe für die Fichte an.

T. H. Föryngring och återväxt i Norrländska skogar. Årsskrift från Föreningen för Skogsvård i Norrland, 1905, S. 78.

[5]) Hagemann, A. Furuens Frøsætning og Konglernes Indsamling, S. 131.

Örtenblad, Th. Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna, S. 23 u. 36.

[6]) Schotte, G. Tallkottens och tallfröets beskaffenhet skördeåret 1903—1904. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1905, S. 167 und 188.

[7]) Schotte, G. Skogsträdens frösättning hösten 1909. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt, H. 7, 1910, S. 13 u. 17.

—„— Skogsträdens frösättning hösten 1910, ibidem, H. 7, 1910, S. 209 u. 210.

scheinung findet an der Waldgrenze den kräftigsten Ausdruck [1]). Jedenfalls ist die Zapfenproduktion auch an der Waldgrenze beträchtlich. Middendorff [2]) bemerkt jedoch mit Recht: „Es ist aber ein auffallender Zug aller Waldstriche an der äussersten Baumgränze dass in ihnen so wenig und selten junge Baumbrut zu finden ist. Dieser Umstand verdient in Zukunft ganz besonders untersucht zu werden. Er steht in offenbarem Gegensatze zu der Erstaunen weckenden Fruchtbarkeit des krüppelhaftesten Krummholzes an Samen." S. 604—605 erwähnt er, wie die verkümmerten Zweigelchen des fast unterirdischen Lärchenkrummholzes an der Baumgrenze mit wohlausgebildeten Zapfen besetzt waren, und weiter, S. 609: „Millionen und aber Millionen von Samen werden — — alljährlich über die Baumgränze hinaus ausgestreut." Schon dies zeigt, dass die Zapfenbildung und die Produktion keimfähiger Samen zwei ganz verschiedene Dinge sind [3]). Kihlman [4]) hat die wahre Bedeutung der Sachlage erkannt, wenn er sagt: „Für eine richtige Auffassung der lappländischen Waldregionen wäre daher eine genaue Kenntniss der betheiligten Baumarten in Bezug auf ihre Samenproduktion nicht nur wünschenswerth, sondern sogar unumgänglich nothwendig. Was wir jedoch von diesen Dingen bisher wissen, ist leider ausserordentlich wenig." Kihlman ist geneigt (l. c., S. 235) „die Ursache des geringen Nachwuchses hauptsächlich in der Empfindlichkeit der Kieferkeimlinge zu suchen." Eine ähnliche Auffassung hat Middendorff (l. c.). Andere Autoren wollen die

—„— Skogsträdens frösättning hösten 1911. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1911, S. 407 u. 409.

Westerlund, O. Rön angående den högnordiska granens frösättning. Årsskrift från Föreningen för Skogsvård i Norrland 1894—1895, S. 25.

[1]) Holmerz, C. G. und Örtenblad, Th. Om Norrbottens skogar, S. 13.

[2]) Middendorff, A. Th. v. Sibirische Reise, Bd. IV, Theil 1, St. Petersburg 1864, S. 609.

[3]) A. G. Blomqvists (Tallen. Finska Forstföreningens Meddelanden 1881, S. 67) abweichende Auffassung („Honblommor förefinnas rikligt endast vid fröår") sei jedoch erwähnt.

Westerlund, O. (Barrträdens föryngring i fjälltrakterna, S. 92) nimmt ebenfalls an, dass die Fichtenzapfen an der Waldgrenze keimfähige Samen enthalten.

[4]) Kihlman, A. O. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica, Vol. VI, S. 234.

Schwierigkeiten der Verjüngung der Kiefer an der Waldgrenze aus der Seltenheit der Samenjahre und der mangelnden Keimfähigkeit der Samen erklären [1]). Es liegen in der Literatur in der Tat eine Menge Angaben darüber vor, dass die Keimfähigkeit der Samen nach den polaren und den alpinen Regionen hin abnehme [2]), dass die Samenproduktion nach Norden immer spärlicher werde [3]), dass die Samenjahre immer seltener wiederkehren [4]). Ausser den kleinen Untersuchungen von Schotte und Kienitz sind keine Versuche zu einer exakten Feststellung der fraglichen Verhältnisse gemacht worden. Die Angaben über die

---

[1]) Holmgren, A. Bidrag till kännedomen om norra Jämtlands fjällskogar. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1908, Fackupplagan, S. 235.

Kellgren, A. G. Trädgränserna i våra sydliga fjälltrakter. Öfversikt af K. Svenska Vet.-Akad. Förhandl. 1893, S. 289.

Schotte, G. (Tallkottens och tallfröets beskaffenhet skördeåret 1903—1904, S. 180) lässt die Frage offen, bis weitere Untersuchungen über die Keimfähigkeit des norrländischen Kiefernsamens eine sichere Entscheidung erlauben.

Pohle, R. Pflanzengeographische Studien über die Halbinsel Kanin und das angrenzende Waldgebiet, Th. I, St. Petersburg 1903, S. 103.

[2]) Schotte, G. Tallkottens och tallfröets beskaffenhet skördeåret 1903—1904, S. 179.

—„— Norrländska tallfröets grobarbet år 1911. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1911, S. 460.

T. H. Föryngring och återväxt i Norrländska skogar, S. 78.

Örtenblad, Th. Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna, S. 23.

Kienitz, M. Vergleichende Keimversuche mit Waldbaum-Samen aus klimatisch verschieden gelegenen Orten Mitteleuropa's. Botan. Unters. herausg. von N. J. C. Müller, Bd. II, 1, 1879. (Die Angabe betrifft *Abies alba Mill).*

Westerlund, O. (Rön angående den högnordiska granens frösättning) fand im J. 1894 in Jockmok (Schwedisch-Lappland) bei den Fichtensamen ein Keimungsprozent von nur 4—7%; er bezeichnet die Samen jedoch als völlig reif.

[3]) T. H. l. c., S. 78.

Blomqvist, A. G. Tallen, S. 68.

[4]) Aminoff, F. Ett memento vid inköp af skogsfrö. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1909, S. 109.

Örtenblad, Th. Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna, S. 23. Auch für die Fichte erwähnt er (S. 36) „De norrut sällan återkommande fröåren".

—„— Skogen, dess ändamålsenliga afverkning och föryngring, Stockholm 1900, S. 9.

Pohle, R. (Pflanzengeographische Studien über die Halbinsel Kanin, S. 110.) erwähnt für das Kanin-Gebiet, dass die „Bäume und Sträucher nur selten fructificiren". S. 45 sagt er: „Die Reproduktion der Waldbäume ist durch die kurze Vegetationsperiode beeinträchtigt, eine Erscheinung die sich nach Norden zu steigert".

Hagemann, A. Furuens Frøsætning og Konglernes Indsamling, S. 129.

Häufigkeit der Samenjahre können auch keiner Kritik unterworfen werden, da in der Literatur nicht angegeben wird, wie die Samenjahre festgestellt worden sind. Reiche Samenjahre sollen sich im Durchschnitt in Deutschland [1]) alle (2—)3—4(—5) Jahre folgen, in den südlichen und mittleren Teilen Schwedens [2]) alle 5—6 Jahre, in den südlichen und mittleren Teilen Finlands [3]) alle 6—7 Jahre, in den nördlichen Teilen Schwedens (Norrland) [4]) und den mittleren Teilen Norwegens (Vestenfjeldske Norge) [5]) alle 10 Jahre, in den nördlichen Teilen Norwegens (Nordland) [6]) alle 11—12 Jahre. An der äussersten Waldgrenze soll Samenreife nur selten eintreten [7]), und die Samenproduktion soll dort eine sehr schwache sein [8]). Schroeter spricht (S. 22) von einer „Grenze der Samenreife", d. h. der Verbindungslinie der obersten Bäume, welche ihre Samen noch „regelmässig" zu reifen imstande sind. Ebenso sind Örtenblad und Holmerz geneigt

[1]) Schwappach, A. Die Samenproduktion der wichtigsten Waldholzarten in Preussen. Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen 1895, S. 171.

Loreys Handbuch der Forstwissenschaft, 1903, Bd. I, S. 278.

[2]) T. H. Föryngring och återväxt i Norrländska skogar, S. 78.

[3]) Blomqvist, A. G. Tallen, S. 67.

[4]) T. H. l. c., S. 78.

Grenander, T. Kort handledning i vården af öfre Norrlands skogar, Stockholm 1909, S. 16.

[5]) Gløersen, nach Hagemann, A. Furuens Frøsætning og Konglernes Indsamling, S. 129.

[6]) Hagemann, A. l. c., S. 129.

[7]) Holmerz und Örtenblad (Om Norrbottens skogar, S. 51) bemerken: „Man torde . . . vara berättigad till det antagande, . . . att fröår här uppe — så framt sådana någonsin inträffa — äro ytterst sällsynta", und sie halten es für möglich, dass eine abgeholzte Fläche Jahrzehnte hindurch auf die Besamung warten muss.

Örtenblad, Th. Skogen, dess ändamålsenliga afverkning och föryngring, S. 9.

—„—Anteckningar om trädens biologi, S. 43. Die Samenbildung aller Bäume an ihren nördlichen „Vegetationsgrenzen" wird hier als relativ schwach bezeichnet.

Kirchner, Loew und Schröter (Die Coniferen und Gnetaceen Mitteleuropas, S. 150) erwähnen (nach Centr. für das gesamte Forstwesen, Bd. 6, S. 281) dasselbe für die Fichte.

[8]) Holmerz und Örtenblad, l. c., S. 13.

Sendtner, O. (Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns, S. 550) hat, im Gegensatz zum Verfasser der Schrift „Die Forstverwaltung Bayerns", allgemein gesunden Nachwuchs an der Baumgrenze der Zirbe gefunden.

[9]) Schroeter, A. Das Pflanzenleben der Alpen, S. 22.

anzunehmen[1]), dass die Samen der obersten Bäume nicht mehr zu reifen vermögen; diese Bäume sollen aus Samen herstammen, die aus niedrigeren Gegenden verschleppt wurden[2]).

Die dürftigen, meistens nur auf gelegentlichen Beobachtungen oder losen Annahmen basierenden Angaben der Literatur erlauben keine bestimmte Auffassung über die Erscheinungen in der Reproduktion der Kiefer an der Waldgrenze. Das Folgende soll als ein erster Versuch zu einer exakten Behandlung der in Betracht zu ziehenden Aufgaben betrachtet werden. Das Material ist nach den von W. Johannsen[3]) empfohlenen statistischen Methoden behandelt worden.

---

[1]) Holmerz und Örtenblad. Om Norrbottens skogar, S. 13 u. 53.
Örtenblad, Th. Om den högnordiska tallformen, S. 31.
Aminoff, F. (Skogsbiologiska studier inom Wilhelmina sockens fjälltrakter. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1907) teilt diese Auffassung. S. 273 sagt er: „. . . vore det äfven af värde att kunna fastslå *fröbarhetsgränsen* för de olika trädslagen", und weiter (S. 290) erwähnt er für die Kiefer: *„Dess fröbarhetsgräns torde i regel vara att förlägga till dess nuvarande skogsgräns"*.

[2]) Haglund, E. (Ur de högnordiska vedväxternas ekologi. Akad. Afhandl., Uppsala 1905, S. 57) betrachtet es als wahrscheinlich, dass sich die Birke nicht in derselben Weise verhält: „Åtminstone på Dovre är det för öfrigt icke så säkert, att icke äfven utposterna sätta mogen frukt vissa år. På samma ställe iakttogs i medio af augusti 1901 mycket väl utbildade hängen, som antagligen nådde frömognad".

[3]) Johannsen, W. Elemente der exakten Erblichkeitslehre, Jena 1909.

A. Die Blütenbildung.

I. Material und Untersuchungsmethoden.

Die periodischen Erscheinungen der Blütenbildung der Kiefer sind bis jetzt noch keiner systematischen Untersuchung auf statistischer Basis unterworfen worden. Auch ist die vorliegende Studie nur als ein erster Versuch in dieser Richtung zu betrachten, denn in Ermangelung früherer Erfahrungen war es nicht möglich gleich im Anfang einen detaillierten Plan für die Untersuchung zu entwerfen, und infolgedessen musste die Behandlung der Aufgabe etwas ungleich ausfallen. Dabei muss noch hervorgehoben werden, dass die Schwierigkeiten, eine leicht anwendbare und zugleich objektive Methode für einen zahlenmässigen Ausdruck der Blüteerscheinungen der Bäume und Sträucher überhaupt zu finden, sehr erheblich sind und dass die Kiefer in Betreff der Art und der Menge der Blüten je nach dem Alter und dem Standort sowie nach den Schluss- und Lichtverhältnissen ungemein stark variiert, von ihrer sehr ausgeprägten individuellen Variation nicht zu reden.

Bei der Untersuchung wurden die jungen und die alten Kiefern gesondert gehalten. Da die Altersklassenverteilung an der äussersten Waldgrenze eine sehr einfache ist, wurden auch in den mehr begünstigten Teilen des Gebietes, wo Samenjahre häufiger auftreten, nur diejenigen Altersklassen berücksichtigt, welche an der Waldgrenze vorkamen. Die Untersuchung des „Jungholzes“ beschränkt sich also auf eine etwa 60-jährige Generation. Das Alter der alten Bäume schwankt zwischen 150 und 260 Jahren, entsprechend den nächstvorhergehenden Samenjahren der Waldgrenzgebiete.

Da die Schluss- und Lichtverhältnisse einen hervorragenden Einfluss auf die Blütenbildung ausüben, wurden soweit wie möglich immer nur ganz freistehende Individuen in Betracht gezogen. Von den „jungen" Kiefern, deren Höhe durchschnittlich 2—4 m betrug, wurden leider auch grössere sowie auch niedrigere Individuen desselben Alters untersucht, was die richtige Beurteilung einigermassen beeinträchtigt, denn es hat sich nachher herausgestellt, dass die spätwüchsigen Individuen in ihrem Blühen von den schnellwüchsigeren erheblich abweichen.

Es unterliegt nach meinen Beobachtungen keinem Zweifel, dass die Standortsbedingungen die Blütenbildung der Kiefer stark beeinflussen. Anfangs war es meine Absicht die periodischen Erscheinungen der Blütenbildung für die wichtigsten Standortsgruppen getrennt zu behandeln. Bald zeigte es sich aber, dass die Arbeit bei einer derartigen Teilung zu viel Zeit in Anspruch genommen hätte. Die Untersuchung wurde deshalb auf die ebenen, reinen Sandböden (wahrscheinlich fluvioglazialen Ursprungs) beschränkt. Jedoch mussten, um das Material zu bereichern, auch einige an anderen Standorten gemachte Bestimmungen herangezogen werden, wobei natürlich die Moore und andere ganz abweichende Formationen völlig ausser Betracht gelassen wurden. Trotz dem Mangel an vollständiger Homogenität des Materials bin ich jedoch davon überzeugt, dass die grossen Züge der jährlichen Periodizität der Blütenbildung in befriedigender Weise zum Ausdruck gebracht worden sind.

Bei der Bestimmung des Blütenreichtums wurde die Menge der in einem gewissen Jahre entwickelten männlichen und weiblichen Blüten jedes einzelnen freistehenden Baumes auf einer begrenzten Fläche okulär geschätzt und durch einen Wert von 0—5 ausgedrückt. Für das Untersuchungsjahr selbst können auf diese Weise recht befriedigende Resultate erzielt werden, wenngleich jede subjektive Schätzung mit einer gewissen Unsicherheit verbunden ist[1]). So z. B. hat es sich

[1]) Die subjektive Schätzung konnte überhaupt nur dank dem Umstand erfolgen, dass die Bäume der untersuchten älteren Bestände durchschnittlich bloss 7—9 m hoch waren. Vereinzelte Blüten in den Gipfeln haben sich jedoch zweifelsohne hie und da der Aufmerksamkeit entzogen.

später herausgestellt, dass der Wert 2 („dünngesäet") viel weniger häufig benutzt worden ist als die Werte 1 („vereinzelt") und 3 („zerstreut"). Auch die Entscheidung, wann das Blühen als „reichlich" (4) oder als „sehr reichlich" (5) zu bezeichnen wäre, war nicht selten mit Schwierigkeiten verknüpft. Die Beurteilung der Blütenbildung in früheren Jahren war selbstverständlich eine viel unsichrere, und zwar ist die Menge der Blüten dabei ohne Zweifel oft etwas unterschätzt worden, denn die Zapfen sind zum Teil abgefallen und die Schätzung nach den Zapfennarben und den nach dem Abfallen der männlichen Blüten kahlen Triebbasen (wo allerdings oft Blütenreste lange sitzen bleiben) muss als eine nur annähernde betrachtet werden. Wenn es auch genauer wäre den Blütenreichtum eines Baumindividuums durch Angabe der Prozentzahl der männlich bezw. weiblich blühenden Triebe, auf alle Triebe (einschliesslich der nicht-männlich bezw. nicht-weiblich blühenden) bezogen, auszudrücken, so kann dies selbstverständlich bei einer ein reichlicheres Material umfassenden Untersuchung doch nicht durchgeführt werden. Somit war ich gezwungen mich der okulären Schätzung zu bedienen, deren Anwendung ja hier ebenso berechtigt ist wie z. B. bei den gewöhnlichen pflanzentopographischen Aufnahmen, wo speziellere Methoden nur bei der Lösung detaillierterer ökologischer Einzelaufgaben angewendet werden. Wenn nun der Reichtum an männlichen oder an weiblichen Blüten in einer ganzen Kategorie von Individuen, sagen wir z. B. einer bestimmten Generation, einer Höhenklasse, an einem gewissen Standort u. dergl. charakterisiert werden soll, ist erstens die Anzahl der blühenden Individuen prozentisch anzugeben. Zweitens ist die mittlere Intensität des Blühens der blühenden Individuen der fraglichen Kategorie zu bestimmen; im Folgenden habe ich das arithmetische Mittel der Gradzahlen (1—5) der blühenden Individuen als Exponent für die *„mittlere Intensität des Blühens"* (*„Bi"* der Tabellen) der fraglichen Gruppe von blühenden Individuen angewendet. Zuletzt folgt die Bestimmung des Blütenreichtums dieser Baumkategorie als Ganzes wobei sowohl die blühenden wie die nichtblühenden Individuen berücksichtigt werden. Derselbe wird durch die eben genannten beiden Faktoren bestimmt, und zwar

habe ich auch hier einfach das arithmetische Mittel des Blütenreichtums aller Bäume (also Grade 0—5) als Mass angenommen und als *„mittlere relative Blütenmenge“* oder kurz als *„mittlere Blütenmenge“* (*„Bm“* der Tabellen) bezeichnet[1]). Die „mittlere Blütenmenge“ gibt das Gesamtbild des Blühens, männlich oder weiblich, an und eignet sich recht gut, um verschiedene Kategorien von Individuen mit einander zu vergleichen; ihre Komponenten — die Prozentzahl blühender Individuen und die mittlere Intensität des Blühens — sind jedoch auch nicht zu vernachlässigen.

Eine Bemerkung mag hier nebenbei gemacht werden, nämlich, dass die Intensitätsstufen der männlichen und der weiblichen Blütenbildung bei okulärer Schätzung einander nicht entsprechen, sondern dass z. B. bei „sehr reichlichem“ Vorkommen (5) männlich blühende Triebe in viel grösserer Anzahl vorhanden sind als weiblich blühende, denn die weiblichen Blüten sind in der Regel einer so weiten Verbreitung über das Individuum nicht fähig, sondern halten sich streng an ganz speziell bevorzugte Triebkategorien, wie ich in einer späteren Arbeit näher darlegen werde.

Noch ein anderes Verfahren wurde für die Beurteilung der jährlichen Schwankungen der Blütenbildung eingeschlagen. Es wurden nämlich Zweige, die in vegetativer Hinsicht repräsentativ waren, je einer von jedem Baume, in grosser Menge gesammelt und deren Blühen notiert. Leider wurde dabei meistens die Anzahl ganz steriler Zweige ausser acht gelassen, und infolgedessen ist auch ein Vergleich zwischen den alten und jungen Bäumen in Bezug auf ihre Blütenmenge unmöglich, und nur die erzielten relativen Mengenangaben können ein grösseres Interesse beanspruchen. — Bei der Untersuchung der Blütenbildung des Einzelindividuums wurde in analoger Weise das Blühen einer Menge aus demselben Baume ausgewählter repräsentativer *„Typenzweige“* (wie ich sie nennen will) festgestellt.

[1]) Die Ausdrücke „mittlere Intensität des Blühens“ und „mittlere Blütenmenge“, die meines Wissens früher nicht benutzt worden sind, werden im Folgenden der Kürze halber angewendet.

Es mag bemerkt werden, dass auch bei der Untersuchung einzelner Zweige für das Blühen der Triebe eine Gradierung der Intensität möglich ist. Die Anzahl weiblicher Blüten an jedem Triebe — 0, 1, 2, 3 u. s. w. — bildet für die weibliche Blütenbildung die natürliche Einteilungsgrundlage. Die Intensität des männlichen Blühens dagegen kann entweder durch die absolute Länge des mit männlichen Blüten besetzten Triebteiles angegeben oder auch, wenn die Länge des blühenden Triebteiles mit der Länge des ganzen Triebes verglichen wird, durch ein relatives Mass ausgedrückt werden. Aus den so erzielten Angaben können die „Intensität des Blühens" und die „mittlere Blütenmenge" der Triebe bestimmt werden, wenn auch diese in derselben Weise abgeleiteten Ausdrücke den oben erwähnten nicht völlig entsprechen, da die Reihe der Intensitätsstufen hier arithmetisch ist.

Die Untersuchung, deren Resultate weiter unten vorgelegt werden, bezieht sich auf folgende Lokalitäten:

1. *Hietasaari:* Insel im Enare-See. Horizontaler Sandboden.
2. *Patsjoki:* Sandboden mit 20—30% Steinen.
3. *Kessvuono:* Sandboden mit 10—15% Steinen.
4. *Kessjärvi:* Stark steiniger Boden.
5. *Ulkuniemi:* Sandboden mit 10—20% Steinen.
6. *Ulkuniemi*: Schwach gedüngter Wiesenboden.
7. *Tuuruharju:* Horizontaler Sandboden.
8. *Kaamas:* Horizontaler Sandboden.
9. *Lemmenjoensuu:* Sandboden, schwach steingemengt.
10. *Lankojärvi:* Horizontaler Sandboden.
11. *Martti:* Sandboden, schwach steingemengt.
12. *Gonjalnjarga:* Felsengrund.
13. *Gonjaljoki-Fluss:* W-Ufer, Sandboden, schwache Seitenbeschattung.
14. *Gonjaljäyr-See:* O-Ufer, horizontale Exposition, Sandboden, steingemengt.
15. *Gonjaljäyr-See:* O-Ufer, 20° W-Exp., Boden steinig.

16. *Syrjäojankangas:* Horizontaler Sandboden.
17. *Kuosniniemi:* Horizontaler Sandboden.
18. *Saunakoskenkangas:* Horizontaler Sandboden.
19. *Mustavaara:* Felsengrund, Bäume etwas geschwächt.
20. *Kirakkakangas:* Horizontaler Sandboden.
21. *Sollomjäyr:* Horizontaler Sandboden.
22. *Suovalammin palo:* Sandboden, 5—15% Steine.
23. *Räkkijäyr:* Steiniger Boden.

Die Lokalitäten 1—11 gehören den begünstigteren, südlicheren Teilen des Gebietes, 16—23 der äussersten Waldgrenze und 12—15 einer mittleren Region an. Diese Lokalitäten werden im Folgenden der Kürze halber nur unter ihren resp. Nummern angeführt.

II. Die männliche Blütenbildung.

Ein Vergleich zwischen den Jahren 1909 und 1910 kann am besten als Einführung in diese Aufgabe dienen, weil für diese beiden Jahre erstens eine recht bedeutende Anzahl von Bestimmungen ausgeführt wurde, und weil zweitens die Bestimmungen der Intensität des Blühens hier viel sicherer sind als diejenigen, welche die früheren Jahre betreffen. Im Folgenden sollen zuerst die an alten, 150—260-jährigen Bäumen gemachten Beobachtungen angeführt werden. Neben den für das Gesamtmaterial gewonnenen Resultaten (unterste Zeile) will ich auch die Angaben über einige solche Lokalitäten mitteilen, wo die Zahl der untersuchten Bäume mehr als 40 betrug (S. 7).

Da im Sommer 1910 das männliche Blühen des vorhergehenden Jahres in einigen Fällen unzweifelhaft übersehen worden ist, das Blühen des Untersuchungsjahres aber immer, auch wo es nur spurenweise vorhanden war, sicher nachgewiesen werden konnte, erhält die Prozentzahl männlich blühender Individuen an den Lokalitäten 16 und 18 für 1910 einen etwas höheren Betrag als für 1909. Das Verhalten des Gesamtmaterials weist jedoch unzweideutig darauf hin, dass die männliche Blütenbildung unter den alten Bäumen in

♂-Blühen der 150—260-jähr. Kiefern

Lokalität N:o	Individuenzahl	% der Individuen mit ♂-Blüten		Mittlere Intensität des Blühens		Mittlere Blütenmenge	
		1910	1909	1910	1909	1910	1909
1	53	86.8	86.8	3.8	4.1	3.3	3.6
7	48	87.5	95.8	3.4	4.1	3.0	3.9
16	58	100.0	93.9	4.2	4.6	4.2	4.3
17	46	92.9	94.4	3.3	4.4	3.1	4.2
18	44	100.0	92.9	3.6	4.1	3.6	3.8
Sa.	364	89.5	90.1	3.7	4.2	3.3	3.8

diesen beiden Jahren in Bezug auf die Individuenanzahl eine fast gleiche Verbreitung hatte. Dagegen verraten alle mitgeteilten Zahlen eine deutliche Reduktion der Intensität des Blühens im Jahre 1910 im Vergleich zu 1909. Die mittlere Blütenmenge weicht nicht sehr von der Intensität des Blühens ab, da die Anzahl der nicht-männlich blühenden Individuen sehr gering und in den beiden Jahren so gut wie gleich war.

Der geringe Umfang der Beobachtungen an den einzelnen Lokalitäten erlaubt keine Bestimmungen des Unterschiedes zwischen den beiden Jahren bezüglich ihrer Einflüsse auf die männliche Blütenbildung der alten freistehenden Kiefern. Beim Zusammenfassen aller Bestimmungen lassen sich aber die Unterschiede schon ziemlich gut berechnen. Hier werde ich ausserdem durch Prozentangaben zu veranschaulichen versuchen, wie sich die Verteilung der Individuen auf die verschiedenen Intensitätsstufen des Blühens verschoben hat, und das Ganze in Tabellenform mitteilen (unten S. 10).

Die Verteilung auf die Intensitätsklassen 0—5 unterscheidet sich hauptsächlich nur durch eine nicht sehr bedeutende Verschiebung nach dem Minimum im Jahre 1910, doch so, dass die Nullklasse so gut wie unberührt davon bleibt. Nur die Anzahl „sehr reichlich“ blühender Individuen (5-Klasse) zeigt eine recht erhebliche Abnahme, die durch eine entsprechende Steigerung der Zahl der Individualfälle in

den Klassen 1 —3 ausgeglichen wird. „Reichlich" blühende Individuen (4) sind bei den alten Kiefern in den beiden Jahren fast in gleicher Menge vorhanden. Die Prozentzahl männlich blühender Bäume ist, wie schon gesagt, nahezu unverändert, und die verschwindend geringe Differenz wird von dem mittleren Fehler erheblich überragt. Die Differenz zwischen den mittleren Intensitäten des Blühens, $= 0.489 : 0.103$, beträgt jedoch $6.2\,\%$ ihrer Summe und ist etwa fünfmal grösser als ihr mittlerer Fehler. Der Unterschied der mittleren Blütenmengen ist hier nur unbedeutend grösser ($6.5\,\%$ der Summe). Wenngleich die Fehler infolge des zu geringen Materials recht gross sind, so deutet die Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Lokalitäten doch an, dass die alten Kiefern einerseits in ihrem männlichen Blühen wenig von den doch ziemlich verschiedenartigen Bodenverhältnissen beeinflusst werden, und es dürften sich die zahlenmässigen Ausdrücke der eben behandelten Jahresunterschiede befriedigend der wirklichen Sachlage nähern.

Die 60-jährigen Kiefern weichen in ihrer männlichen Blütenbildung von den alten erheblich ab.

Es wurde schon oben bemerkt, dass bei der Auswahl des Untersuchungsmaterials die Höhe der jungen Kiefern nicht gebührend berücksichtigt wurde, sondern dass in einigen Fällen auch recht spätwüchsige Individuen notiert wurden. Schon hierin liegt ein Grund zu den Unterschieden zwischen den für die verschiedenen Lokalitäten erzielten Resultaten. Andererseits zeigt die unten mitgeteilte Übersicht an einigen Lokalitäten derart grosse Abweichungen, dass dieselben in erster Linie als Folge der Unterschiede in den standörtlichen Bedingungen erklärt werden müssen. Sowohl in ihrem Blühen in einem und demselben Jahre wie in Betreff der Jahresunterschiede weichen die verschiedenen Lokalitäten höchst bedeutend von einander ab. Die Unregelmässigkeiten treten uns auch dort entgegen, wo, wie in N:o 8, 16, 17, 18, die Standortsbedingungen dem Anschein nach ganz gleich waren. Es lässt sich zwar denken, dass die Bodenverhältnisse trotzdem den Unterschied bedingt haben könnten, denn z. B. ziemlich kleine Unterschiede in der Mächtigkeit der Torfschicht und der Pflanzendecke beeinflussen

♂-Blühen der 60-jährigen Kiefern							
Lokalität N:o	Individuenzahl	% der Individuen mit ♂-Blüten		Mittlere Intensität des Blühens		Mittlere Blütenmenge	
		1910	1909	1910	1909	1910	1909
3	100	6.0	8.0	1.0	1.8	0.06	0.14
5	426	6.0	53.7	2.0	3.1	0.1	1.7
6	105	26.4	84.6	1.8	3.7	0.5	3.1
8	46	34.8	52.2	2.4	3.8	0.8	2.0
16	151	27.1	57.6	2.3	3.6	0.6	2.1
17	91	36.4	80.6	3.2	4.0	1.2	3.3
18	85	25.0	53.7	1.7	2.9	0.4	1.6
Sa.	1479	15.7	55.8	2.2	3.5	0.4	2.0

voraussichtlich die physikalischen Bodeneigenschaften in erheblichem Grade. Allerdings muss zugestanden werden, dass hier, obgleich die Individuenzahl durchgehends grösser ist als in der Klasse der alten Bäume, eine viel grössere Variation deutlich bemerkbar wird. Eine ganz extreme Erscheinung ist die ausserordentlich starke Abnahme der Anzahl der männlich blühenden Individuen im Jahre 1910 in N:o 5.

Obwohl also die Einzelfälle unter sich nicht besonders gut übereinstimmen, werden doch in der folgenden Tabelle die Jahresunterschiede 1910—1909 des männlichen Blühens des Gesamtmaterials junger Bäumen in gleicher Weise wie oben veranschaulicht (S. 10 unten).

Das männliche Blühen im Jahre 1910 im Vergleich mit dem von 1909 wird hier in allen Klassen blühender Individuen (1—5) geschwächt; am stärksten wird die Anzahl der „sehr reichlich" blühenden reduziert und so kontinuierlich alle folgenden bis zur 1-Klasse, wo die Abnahme gering und unsicher ist. Diese starke Verschiebung nach den niedrigsten Klassen hin wird natürlich durch eine sehr bedeutende Steigerung der Individuenzahl innerhalb der 0-Klasse kompensiert. Bei diesen jungen Bäumen beträgt die Differenz zwischen den Prozentzahlen der männlich blühenden Individuen 1910 - 1909 56.0 %, zwischen den mittleren Intensitäten des Blühens derselben

♂-Blühen bei 364 freistehenden 150—260-jährigen Kiefern

Jahr	Prozentische Verteilung der Indiv. auf d. Intensitätsklassen d. Blühens: 0	1	2	3	4	5	% ♂-bl. Ind.	Bi.	Bm.
1910	10.5 ± 1.6	12.3 ± 1.7	6.8 ± 1.3	13.6 ± 1.8	19.1 ± 2.1	37.7 ± 2.5	89.506 ± 1.607	3.704 ± 0.079	3.315 ± 0.092
1909	9.9 ± 1.6	7.0 ± 1.3	3.0 ± 0.9	8.0 ± 1.4	21.4 ± 2.1	50.7 ± 2.6	90.093 ± 1.566	4.193 ± 0.066	3.776 ± 0.089
Diff. 1910 ÷ 1909	+ 0.6 ± 2.3	÷ 5.3 ± 2.1	+ 3.8 ± 1.6	+ 5.6 ± 2.3	÷ 2.3 ± 3.0	÷ 13.0 ± 3.6	÷ 0.593 ± 2.243	÷ 0.489 ± 0.103	÷ 0.461 ± 0.128

♂-Blühen bei 1479 freistehenden 60-jährigen Kiefern

Jahr	Prozentische Verteilung der Indiv. auf d. Intensitätsklassen d. Blühens: 0	1	2	3	4	5	% ♂-bl. Ind.	Bi.	Bm.
1910	84.3 ± 0.9	7.0 ± 0.7	2.7 ± 0.4	2.7 ± 0.4	2.1 ± 0.4	1.2 ± 0.3	15.722 ± 0.945	2.230 ± 0.035	0.351 ± 0.022
1909	44.6 ± 1.3	8.0 ± 0.7	4.3 ± 0.5	11.9 ± 0.8	13.1 ± 0.9	18.1 ± 1.0	55.761 ± 1.291	3.521 ± 0.036	1.950 ± 0.053
Diff. 1910 ÷ 1909	+ 39.7 ± 1.6	÷ 1.0 ± 1.0	÷ 1.6 ± 0.6	÷ 9.2 ± 0.9	÷ 11.0 ± 1.0	÷ 16.9 ± 1.0	÷ 40.039 ± 1.599	÷ 1.291 ± 0.050	÷ 1.599 0.057

22.5 % und zwischen den mittleren Blütenmengen der beiden Jahre 69.5 %, auf die Summe der beiden Jahresmittel bezogen, gegen bezw. 0.3 %, 6.2 % und 6.5 % bei den alten Kiefern. *Wie ausserordentlich viel grösser der Jahresunterschied der männlichen Blütenbildung bei den jungen Individuen gegenüber den alten ist, geht hieraus überzeugend hervor.* Ein ebenso ausgesprochener Unterschied ergibt sich für diese Alterskategorien in Bezug auf die Reichlichkeit des männlichen Blühens in einem und demselben Jahre; um dies zu veranschaulichen, genügt schon ein Vergleich zwischen den aus den oben mitgeteilten Tabellen entnommenen mittleren Blütenmengen in den Jahren 1910 und 1909.

Jahr	Mittl. Menge der männlichen Blüten			
	Alte Kiefern	Junge Kiefern	Diff., Grade	Diff., %
			+	+
1910	3.315 ± 0.092	0.351 ± 0.022	2.964 ± 0.095	80.8
1909	3.776 ± 0.089	1.950 ± 0.053	1.826 ± 0.104	31.9

Die alten Kiefern zeichnen sich durch eine viel stärkere männliche Blütenbildung aus als die jungen und bilden solche auch dann reichlich und allgemein, wenn, in einem ungünstigen Jahre, bei den jungen nur kümmerliche Spuren vorzufinden sind. Der Unterschied zwischen den Altersklassen ist selbstverständlich um so grösser, je ungünstiger das Jahr der männlichen Blütenbildung ist. Im Jahre 1909 beträgt die Differenz, auf die Summe der Mittelwerte bezogen, 31.9 %, um im schwächeren Blütejahre 1910 bis 80.8 % zu steigen. Es erhellt hieraus ohne weiteres, wie ungemein wichtig es ist bei den Bestimmungen der jährlichen Schwankungen des Blühens die verschiedenen Altersklassen streng gesondert zu behandeln.

Um den Vergleich zwischen den Jahren 1910 und 1909 bezüglich der männlichen Blütenbildung zu vervollständigen, mag noch erwähnt werden, dass unter mehreren Hunderten von „Typenzweigen“, die von 60-jährigen Kiefern einzeln eingesammelt wurden, 357 auf den 1909, nur 36 aber auf den 1910 herangewachsenen Trieben männliche Blü-

tenbildung aufwiesen. Die Differenz, etwa 81.7 % der Summe, zeigt wohl den tatsächlichen Jahresunterschied am besten, weil frei von subjektiven Schätzungsfehlern.

Es dürfte hiermit zur Genüge dargelegt sein, dass die männliche Blütenbildung der Kiefer in voller Übereinstimmung mit dem, was für die weibliche Blütenbildung schon längst bekannt, aber meines Wissens nicht einmal versuchsweise statistisch auseinandergesetzt worden ist, ebenso bedeutende jährliche Schwankungen zeigt, sowohl was die Anzahl der männlich blühenden Individuen wie was die Intensität dieses Blühens betrifft. Auch sind die Hauptzüge dieser Verschiebungen der Blütenbildung bei jungen und alten Kiefern in zwei auf einander folgenden Jahre, 1910 und 1909, beleuchtet worden. Man kann also von *„männlichen Blütejahren"* sprechen und das Jahr 1910 für das Untersuchungsgebiet im Vergleich zu dem Jahre 1909 als ein recht schwaches bezeichnen.

Die Schwierigkeiten einer exakten Bestimmung der Schwankungen der männlichen Blütenbildung sind teils in dem hervorragenden Einfluss, den Alter und Standort auf dieselbe ausüben, teils in der Unsicherheit der Schätzung des männlichen Blühens in den früheren Jahren begründet. Die okuläre Schätzung des Reichtums an männlichen Blüten muss, vom Untersuchungsjahre selbst abgesehen, immer sehr mangelhaft ausfallen, denn die quirlige Verteilung der Nadeln und die Kahlheit der Langtriebbasen sind nicht einmal in der Mehrzahl der Fälle so deutlich, dass ausschliesslich hierauf eine unmittelbare Schätzung exakt gegründet werden könnte. Die letzterwähnten Erscheinungen treten auch bei genauerer Untersuchung von einzelnen Zweigen dann nur schwach hervor, wenn die Länge des Langtriebes im Vergleich zum blütentragenden Basalteil über ein gewisses Mass hinaus zugenommen hat [1]), und ferner kommen die männlichen Blütenquirle in verschiedenen Jahren wie auch auf verschiedenen Individuen und auf verschiedenen Zweigen desselben Individuums in *einem* be-

[1]) Dies ist wohl die Hauptursache, weshalb die Quirlverteilung der Kiefernnadeln in südlicheren Gegenden, wo die Triebentwicklung im allgemeinen viel kräftiger und der Nadelbesatz von kurzer Dauer ist, nicht ins Auge fällt.

stimmten Jahre in der verschiedensten Weise zur Ausbildung: bald nehmen sie den allergrössten Teil des Triebes ein, bald sind sie, obwohl allgemein vorhanden, nur andeutungsweise als halb rudimentäre Bildungen nachweisbar, und oft kommen Fälle vor, wo die Entscheidung, ob männliche Blütenspuren überhaupt vorhanden sind oder nicht, sehr schwierig oder gar nicht zu treffen ist. Bei der Bestimmung des Reichlichkeitsgrades des männlichen Blühens muss Rücksicht genommen werden sowohl auf die relative Menge als auf die Ausbildung der Blütenquirle, was sich jedoch sicher entscheiden lässt, nur solange Blüten an den Trieben zu finden sind.

Die Möglichkeit der Bestimmung des früheren männlichen Blühens wird selbstverständlich durch die Zahl der nach einander folgenden, nadelntragenden Jahrestriebe begrenzt. Am ältesten nadelbesetzten Triebe wird die Entscheidung des Blühens äusserst unsicher, weil sich hier auch ohnedies, wegen des an der Basis beginnenden Nadelabfalles, ein nadelfreier Basalteil ausbildet. Auch auf dem nächstjüngeren Triebe wird oft dadurch eine ganz analoge Quirlbildung hervorgerufen, dass die basalen Nadeln desselben abzufallen beginnen, ehe der Nadelabfall auf dem nächstälteren beendet ist. Zurückgebliebene Blütenreste geben jedoch oft Aufschluss über die wahre Sachlage. Da die Nadeln im Sommer 1910, wo dieser Teil der Untersuchung ausgeführt wurde, in der Regel bis zu den 1905—1904 herangebildeten Jahrestrieben erhalten waren, wurde die Schätzung der Schwankungen der männlichen Blütenbildung auf den Zeitraum 1910—1906 beschränkt.

Die okuläre Schätzung der Intensität des männlichen Blühens für die Jahre vor 1909 wurde, weil diese Arbeit sich bald als zu zeitraubend erwies und dabei noch das Resultat als wenig zuverlässig erschien, nur in sehr beschränktem Masse ausgeführt. Ich will die diesbezüglichen Beobachtungen — nur 86 alte Bäume wurden auf diese Weise untersucht — in der folgenden kurzen Übersicht zusammenfassen (S. 14).

Das Beobachtungsmaterial berechtigt ja wegen des geringen Umfangs nicht zu ganz bestimmten Schlüssen. Doch deuten schon diese

♂-Blühen 86 freistehender 150—260-jähriger Kiefern

Jahr	Individuenzahl in d. Bi.-Klassen						% ♂-bl. Ind.	Bi.	Bm.
	0	1	2	3	4	5			
1910	18	10	4	10	15	29	79.1	3.7	2.9
1909	13	9	2	5	20	37	84.9	4.0	3.4
1908	44	15	3	9	4	11	48.8	2.8	1.4
1907	41	14	2	7	5	17	52.3	3.2	1.7
1906	45	15	5	7	2	12	47.7	2.8	1.3

Angaben an, dass die männliche Blütenbildung in den Jahren 1908, 1907 und 1906 eine schwache gewesen sein muss. Auch scheint es, als wäre das männliche Blühen der alten Kiefern auch in den schwächsten dieser männlichen Blütejahre nicht viel weniger reichlich als das der jungen Kiefern in einem guten Blütejahre, wie 1909.

Bedeutend zuverlässiger und zugleich auch einfacher ist die Bestimmung der Jahresunterschiede des männlichen Blühens nach den genauen Untersuchungen der von den Bäumen einzeln ausgewählten vegetativ repräsentativen Zweige, wo meistens auch Spuren von männlichen Blütenbildungen festgestellt werden konnten; wo Unsicherheit in der Deutung herrschte, wurden die Zweige ausser Betracht gelassen. Leider wurde nur ein kleiner Teil des Materials streng nach dem Alter der Individuen sortiert, meistens sind die Zweige aus 60-jährigen und 150-jährigen Bäumen durcheinander ausgewählt. Bloss gegen fünfhundert Zweige stammen von nur 60-jährigen Individuen her; alte Bäume wurden nicht gesondert untersucht, und es liegt deswegen hier keine Möglichkeit eines unmittelbaren Vergleiches zwischen den Altersklassen vor. In der folgenden Übersicht der Ergebnisse sind neben der Anzahl der in den verschiedenen Jahren blühenden Zweige (A.) auch Vergleichszahlen (V.) — wo die Zahl der 1909 blühenden Zweige = 100 gewählt ist — hinzugefügt, um die Orientierung zu erleichtern. In der untersten Zeile ist die Gesamtzahl der untersuchten blühenden Zweige angegeben (Sa. Zw.). Im Ganzen wurde das männliche Blühen von 5457 Zweigen notiert.

♂-Blühen einzeln ausgewählter Typenzweige

Jahr	60-j. Kiefern		60—150-jährige Kiefern					
	I.		II.		III.		IV.	
	A.	V.	A.	V.	A.	V.	A.	V.
1910	36	10.1	1858	56.8	—	—	—	—
1909	357	100.0	3270	100.0	193	100.0	595	100.0
1908	15	4.2	1036	31.7	65	33.7	402	49.9
1907	59	16.5	1163	35.6	45	23.3	376	43.4
1906	20	5.6	900	27.5	33	17.1	280	30.4
Sa. Zw.	462		3974		334		687	

Die die gemischte (60—150-jährige) Kieferngruppe betreffenden Angaben sind in drei Untergruppen eingeteilt. Die erste, N:o II, basiert auf von mir in Enare gesammeltem Material. In N:o III sind von Herrn Dr. J. Östling in derselben Gegend gemachte Aufzeichnungen eingeordnet, wobei jedoch öfters bis etwa 5 blühende Zweige aus einem und demselben Individuum genommen wurden. N:o IV bezieht sich auf von mir am ^{30}/IV 1910 in Wittangi, Schwedisch-Lappland, gesammeltes Zweigmaterial.

Die Gruppe I zeigt klar, zu welchen bedeutenden Schwankungen der Jahrescharakter in der männlichen Blütenbildung der jungen Kiefern Anlass gibt. Zweifelsohne wären die Jahresunterschiede noch viel grösser ausgefallen, wenn das Material an einer anderen Lokalität mit überhaupt schwächerem Blühen gesammelt worden wäre; unter I sind nur an der durch ein kräftiges ♂-Blühen ausgezeichneten Lokalität N:o 17 untersuchte Individuen berücksichtigt. Es erhellt jedoch deutlich, dass die übrigen Gruppen, in denen jedoch beträchtliche Mengen junger Bäume mit einbezogen sind, keine so schroffen Jahresunterschiede der männlichen Blütenproduktion zeigen. Die Angaben der dritten Gruppe weichen ein wenig von den meinigen (Gruppe II) ab, wahrscheinlich wegen der geringen Zahl der Beobachtungen. Das Wittangi-Material deutet auf eine recht gute Übereinstimmung mit den in Enare herrschenden Verhältnissen.

Der Umstand, dass die alten Kiefern viel stärker zur männlichen Blütenbildung geneigt sind als die jungen und dass die Jahresunterschiede der Blütenproduktion bei jenen viel schwächer hervortreten, sowie dass sich auch die männlichen Blütenquirle der Triebe in den verschiedenen Jahren bei den alten Kiefern recht gleichmässig entwickeln, führt zur Ausbildung der quirlnadeligen Kiefern [1]), welche als eine für die lappländischen Wälder geradezu charakteristische Erscheinung hervorgehoben worden sind [2]); wie schon oben erwähnt worden ist, sind weitere Bedingungen dieses Phänomens, dass die Langtriebe relativ kurz sind und dass der Nadelbesatz vieljährig ist, was in Lappland auch allgemein der Fall ist. Die jungen Kiefern mit ihrer viel schwächeren Blütenbildung, ihren scharfen Jahresunterschieden in den produzierten Blütenmengen und ihrer meistens kräftigeren Triebentwicklung zeigen so gut wie nie oder nur andeutungsweise eine derartige *„Equisetiformis"*-Bildung [3]). — Ob im männlichen Blühen zwischen den Kiefern südlicherer Gegenden und den lappländischen spezifische Unterschiede bestehen, lässt sich jedoch noch nicht entscheiden [4]).

Dass 1909 ein ausserordentlich vorzügliches männliches Blütejahr gewesen ist, geht unzweideutig aus den oben angeführten Tatsachen hervor; auch in Schwedisch-Lappland war dies nach meinen zahlreichen Beobachtungen in den Kirchspielen Karesuando, Jukkasjärvi und dem nördlichsten Teil von Pajala der Fall, und auch die bei Wittangi

---

[1]) Die quirlnadeligen Kiefern sollen im Folgenden *f. equisetiformis* oder *„Equisetiformis*-Kiefern" genannt werden. Diese Benennung bezieht sich ursprünglich auf die reichlich männlich blühenden Individuen von *Pinus montana* (nach Beissner, Mitteil. d. deutschen dendrolog. Gesellsch. 1898, S. 20), kann aber gleich gut für alle quirlnadeligen *Pinus*-Individuen verwendet werden.

[2]) Wichura, M. „Flora", Regensburg 1859, S. 393 (nach N. Sylvén, Om könsfördelningen hos tallen, Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1908, S. 73).

Norman, J. M. Indberetning fra Skogdirektøren for Tidsrummet fra Januari 1875 til 30 Juni 1880, Kristiania 1883, S. 90 (nach Sylvén, l. c., S. 84).

[3]) Dieselbe Bemerkung macht Wichura, l. c.

[4]) Holmerz, C. G. und Örtenblad, Th. (Om Norrbottens skogar. Bihang till Domänstyrelsens årsberättelse 1885, S. 15) heben mit Recht hervor, dass die *Equisetiformis*-Ausbildung in den mittleren Teilen Schwedens weniger bemerkbar werden muss, weil die Nadeln der Kiefer hier nur 2—3 Jahre ausdauern.

(IV) eingesammelten Zweige bestätigen dasselbe. Bei den übrigen Jahren kann eine gewisse Unsicherheit darüber herrschen, welches von den Jahren 1910 und 1907 sowie auch von den Jahren 1908 und 1906 mehr männliche Blüten produzierte. Die Jahre 1910 und 1907 stehen allerdings dem Jahre 1909 sehr viel nach, und in den Jahren 1908 und 1906 war das Blühen zweifelsohne am schwächsten. Nicht sowohl wegen der angeführten, nicht ganz einwandfreien Zahlenangaben - es wurde auch zu wenig Rücksicht auf das Alter der Zweige genommen, das, wie anderenorts gezeigt werden soll, einen nicht geringen Einfluss auf die Blütenbildung ausübt — als viel mehr auf Grund meiner häufigen unmittelbaren Beobachtungen scheint es mir kaum einem Zweifel zu unterliegen, dass das Jahr 1906 das schwächste dieser männlichen Blütejahre ist.

Es muss jedoch entschieden betont werden, dass die oben gegebenen Vergleichswerte nicht als absolute Exponenten der tatsächlichen Jahresunterschiede zu betrachten sind. Erstens muss bemerkt werden, dass die in den verschiedenen Jahren sehr wechselnde Verbreitung der männlichen Blüten unter den Individuen unberücksichtigt geblieben ist. Die „Typenzweige" wurden aus der vorherrschenden Sprossordnung gewählt, bei den jungen Kiefern meistens aus der dritten, wo das männliche Blühen am reichlichsten zur Ausbildung gelangt, und überhaupt waren die Zweige solche, wo das ♂-Blühen in erster Linie auch in einem ungünstigen Blütejahre einsetzt. Nun treten aber in einem guten Blütejahre männliche Blüten auch auf den kräftigen Sprossen II. Ordnung, auf den einjährigen Seitenzweigchen und sogar auf den alten, oft im Absterben begriffenen Zweigen auf, wo ein weniger ausgesprochenes Blütejahr gar keine oder nur vereinzelte männliche Blüten hervorzubringen vermag. Die schwächeren Blütejahre haben folglich schon hierdurch in der Übersicht viel zu grosse Werte erhalten. Zweitens aber findet hier der sehr bedeutungsvolle Faktor, dass die Stärke der Blütenquirlentwicklung jährlich höchst verschieden ist, gar keine Berücksichtigung, da die Gradierung hier unterlassen worden ist. Nach dem, was unmittelbar wahrgenommen werden konnte, scheint es sich unzweideutig so zu verhalten, dass

der männlich blühende Teil des Triebes relativ um so länger wird, je reichlicher die Blütenbildung in irgend einem Jahre auf dem Individuum stattfindet; jedoch nicht ausnahmslos, denn Bäume, die, obwohl sie auf einer grossen Anzahl der Triebe männliche Blüten tragen, dieselben doch nur als kleine rudimentäre Bildungen entwickelt haben, sind nicht gerade selten. Dieselbe generelle Bemerkung gilt auch für die verschieden produktiven männlichen Blütejahre. Die *Equisetiformis*-Individuen zeigen gemäss ihrer jährlich wenig schwankenden Intensität des Blühens auch selten deutliche jährliche Verschiedenheiten in der Ausbildung der männlichen Blütenquirle. Die jungen Bäume dagegen mit ihrer in einem produktiven männlichen Blütejahre kräftig einsetzenden, in einem weniger günstigen aber ausserordentlich herabgesetzten männlichen Blütenbildung, illustrieren dieses Phänomen sehr anschaulich. Die männlichen Blütenquirle erreichten im Jahre 1909 eine besonders kräftige Ausbildung und nahmen oft 50—80 % der ganzen Trieblänge ein. In den übrigen Jahren aber zeigte der blühende Teil des Triebes, auch wo männlich blühende Zweige an gewissen Individuen recht reichlich vorkamen, meistens eine nur schwache Entwicklung. Aus den Jahren 1910 und 1908 habe ich nur wenige, aus dem Jahre 1907 etwas zahlreichere Beispiele gefunden, wo eine deutliche oder sogar kräftige Ausbildung der männlichen Blütenquirle an jungen Individuen wahrgenommen werden konnte. Nur versuchsweise wurden 30 1909 blühende Typenzweige untersucht unter Gradierung der männlichen Blütenquirle in schwache (1), mittelstarke (2) und sehr kräftige (3), jenachdem der männlich blühende Teil des Triebes weniger als $^1/_3$, $^1/_3$—$^2/_3$ oder mehr als $^2/_3$ der ganzen Trieblänge ausmachte. Der Unterschied in der Ausbildung der Quirle zwischen den Jahren 1909 und 1910 wird unten aus dem Vergleich der mittleren Intensitäten des Blühens der Triebe (Bit.) ersichtlich.

♂-Bl. von 30 Zweigen 60-jähr. Kiefern

Jahr	0	1	2	3	Bit.
1910	(21)	7	1	1	1.3
1909	—	4	15	11	2.2

Aus diesen spärlichen Angaben können freilich keine endgültigen Schlüsse gezogen werden. Sie wurden auch gewissermassen nur zu einer Vorprüfung des Verfahrens bestimmt, deuten aber schon an, wie die Ausbildung der männlichen Blütenquirle parallel den jährlichen Schwankungen der Blütenmenge wechselt. Leider erlaubte die Zeit das weitere Verfolgen der Aufgabe in dieser Richtung nicht. Jedenfalls mag der wirkliche Unterschied in der Produktion von männlichen Blüten zwischen den verschiedenen Jahren noch viel grösser sein, als die oben angeführten Vergleichszahlen angeben.

Was besonders das Jahr 1906 betrifft, habe ich nur an mehr oder weniger ausgeprägten *Equisetiformis*-Kiefern männliche Blüten in grösseren Mengen beobachtet, und auch hier erschien die Entwicklung der Blütenquirle öfters schwächer als die der anderen Jahre. Aus den 1906 herangewachsenen Trieben der jungen Kiefern wurden die männlichen Blüten durchgehends nur in Form kleiner, nahezu rudimentärer Bildungen angetroffen. Trotz fleissigen Nachsuchens habe ich keinen einzigen Baum mit männlichen Blüten ausschliesslich aus dem Jahre 1906 beobachtet und habe nur ein alleinstehendes Beispiel gefunden, wo die männlichen Blüten aus dem Jahre 1906 die der anderen Jahre deutlich überwogen, sowohl was die Anzahl blühender Triebe wie auch was die Ausbildung der männlichen Blütenquirle anbelangt.

Die Blütenbildung in den Jahren vor 1906 entzog sich infolge des Nadelabfalls meistens jeglicher Beobachtung. Doch glaube ich in meiner Vermutung nicht sehr zu irren, dass männliche Blüten im Jahre 1902 in nicht unbeträchtlichen Mengen produziert wurden, denn vertrocknete Blütenreste aus dem genannten Jahre kamen oft an den Trieben vor. Ganz sicher erscheint es dagegen, dass die Jahre 1903 und 1904 nur sehr spärlich männliche Blüten hervorbrachten, denn aus diesen Jahren wurden Blütenreste nur hie und da an *Equisetiformis*-Individuen gesehen. Anders verhält es sich mit dem Jahre 1905. Da die Nadeln an den im Jahre 1905 entwickelten Trieben in der Regel noch sitzen geblieben waren, liess sich häufig ein kahler Basalteil an diesen Trieben deutlich nachweisen, und zurückgebliebene Blütenreste kamen oft vor. Um Vergleichszahlen zu erhalten, wurden unter einer

sehr grossen Menge aus 60-jährigen Kiefern ausgewählter Typenzweige alle diejenigen ausgemustert, bei denen die Entscheidung, ob Blühen oder Nicht-Blühen zu notieren sei, irgendwie unsicher war. Für die übrigen 162 Zweige wurde das männliche Blühen der Triebe 1910-1905 notiert; es ergab sich folgendes:

♂-Blühen der Triebe						Anzahl Zweige
1910	1909	1908	1907	1906	1905	
♂	♂	♂	♂	♂	♂	1
♂	♂	♂	♂	♂	0	1
♂	♂	0	♂	♂	♂	1
0	♂	0	♂	♂	♂	2
0	♂	0	0	♂	0	2
0	♂	0	♂	0	♂	12
0	♂	0	♂	0	0	6
♂	♂	0	0	0	♂	3
0	♂	0	0	0	♂	87
0	♂	0	0	0	0	40
0	0	0	0	0	♂	3
0	0	0	0	0	0	4

Überhaupt ist das Blühen 1905 sehr verbreitet und wurde sogar an 3 Zweigen beobachtet, die in den folgenden Jahren bis 1910 keine männlichen Blüten gebildet hatten. — In ganz derselben Weise wurde das männliche Blühen 1910—1905 an 161 Typenzweigen 150-jähriger, reichlich blütentragender Kiefern sicher festgestellt. Die beiden Untersuchungsreihen werden in der folgenden Übersicht vereinigt, wo die Angaben ganz entsprechend der Tabelle S. 15 geordnet sind (S. 21).

Es kann nicht geleugnet werden, dass — trotz aller Sorgfalt bei der Untersuchung — für das Jahr 1905 einige Fälle vielleicht unbeachtet geblieben sind, wo sich nur ein oder einige wenige Zwergtriebe zu einem rudimentären Blütenansatz entwickelt hatten, wie solche auch unter den Trieben des Jahres 1909 zu finden waren, hier aber immer noch festgestellt werden konnten. Allerdings unterliegt es auch ohnehin keinem Zweifel, dass 1905, ganz im Einklang mit meinen unmit-

♂-Blühen der Typenzweige

Jahr	60-jährige Kiefern		150-jährige Kiefern	
	A.	V.	A.	V.
1910	6	3.9	117	73.1
1909	155	100.0	160	100.0
1908	2	1.3	74	46.2
1907	23	14.8	129	80.6
1906	6	3.9	107	66.9
1905	110	71.0	155	96.9
Sa. Zw.	162		161	

telbaren Beobachtungen, ein ausserordentlich reiches männliches Blütejahr war, das in dieser Hinsicht dem Jahre 1909 durchaus an die Seite zu stellen ist.

III. Die weibliche Blütenbildung.

Die Untersuchung der weiblichen Blütenbildung erfolgte an denselben Individuen wie die der männlichen. Nur fallen hier die die Lokalitäten N:o 7 und 8 betreffenden Angaben weg, weil die Menge der weiblichen Blüten 1910 bei der Untersuchung wegen der frühen Jahreszeit [1]) noch nicht mit Sicherheit geschätzt werden konnte. Die Lokalitäten zeigen für das weibliche Blühen der alten Kiefern 1910 und 1909 unter sich eine ziemlich gute Übereinstimmung [2]):

[1]) Die weiblichen Blütenanlagen waren am $^{10}/_{VII}$ 1910 ganz klein und noch grün, was eine exakte Beurteilung der Intensität des Blühens dermassen erschwerte, dass es mir am richtigsten erschien diese Angaben bezüglich der weiblichen Blütenbildung ganz ausscheiden zu lassen.

[2]) Die Tabellen sind durchgehends in gleicher Weise geordnet wie im vorhergehenden Abschnitt.

♀-Blühen der 150—260-jährigen Kiefern

Lokalität N:o	Individuenzahl	% der Individuen mit ♀-Blüten		Mittlere Intensität des Blühens		Mittlere Blütenmenge	
		1910	1909	1910	1909	1910	1909
1	53	34.0	81.1	1.6	3.2	0.5	2.6
16	58	16.0	84.8	1.3	3.4	0.2	2.9
17	46	10.7	94.4	1.7	3.4	0.2	3.2
18	44	25.0	100.0	2.0	3.6	0.5	3.6
Sa:	316	26.8	84.7	1.5	3.3	0.4	2.8

Die Unregelmässigkeiten finden ihre vollauf genügende Erklärung in der geringen Individuenzahl. Zwischen den beiden Jahren liegt hier ein weit grösserer Unterschied vor als in der männlichen Blütenbildung, wo er nur minimal war. Dies zeigen noch viel deutlicher die Differenzbestimmungen S. 24.

Der Unterschied in der weiblichen Blütenbildung der beiden Jahre ist höchst bedeutend, sowohl was die Verbreitung des Blühens wie auch was die Intensität desselben betrifft. Die Verteilung der Individuen auf die Intensitätsklassen weist im Jahre 1910 eine ganz auffallende Verschiebung nach der Nullklasse hin auf. Die Differenzen zwischen den Prozentzahlen weiblich blühender Individuen, den Intensitäten des Blühens und den mittleren Blütenmengen betragen bezw. 51.9, 36.7 und 74.4 % der Summen. Die alten Kiefern verhalten sich also in Betreff der weiblichen Blütenbildung etwa ganz ähnlich wie die jungen bezüglich ihres männlichen Blühens. Von Wichtigkeit ist es aber festzustellen, dass die jährlichen Schwankungen der männlichen und der weiblichen Blütenbildung der alten Kiefern gar nicht parallel verlaufen. Dieses etwas auffallende Ergebnis wird unten noch auf andere Weise bestätigt.

Wie die männliche Blütenbildung, so zeigt auch das weibliche Blühen der 60-jährigen Kiefern je nach den Lokalitäten bedeutende Unterschiede. Die hier ersichtlichen Unregelmässigkeiten:

♀-Blühen der 60-jährigen Kiefern

Lokalität N:o	Individuenzahl	% der Individuen mit ♀-Blüten		Mittlere Intensität des Blühens		Mittlere Blütenmenge	
		1910	1909	1910	1909	1910	1909
3	100	12.0	48.0	1.2	2.0	0.1	0.9
5	426	16.5	42.6	1.2	1.9	0.2	0.8
6	105	58.5	63.5	1.4	2.2	0.8	1.4
16	151	36.5	51.5	1.1	2.0	0.4	1.0
17	91	32.7	88.9	1.1	2.9	0.3	2.6
18	85	43.2	85.4	1.1	3.0	0.5	2.6
Sa.	1433	25.0	54.8	1.2	2.4	0.3	1.3

stehen jedoch denen des männlichen Blühens nach und werden wie diese zum grossen Teil befriedigend als Folgen äusserer Beeinflussungen erklärt, soweit sie nicht auf die Heterogenität und die Spärlichkeit des Materials zurückzuführen sind. Bei der Zusammenfassung aller diesbezüglichen Angaben ergeben sich die Differenzen S. 24 unten.

Auch in dem ausgeprägteren weiblichen Blütejahre 1909 blühte nur etwa die Hälfte der Individuen weiblich, und im Durchschnitt waren diese Blüten nur dünngesäet—zerstreut vorhanden. Im Jahre 1910 waren auf drei Viertel der Bäume keine weiblichen Blüten zu finden, und die übrigen trugen solche fast sämtlich nur vereinzelt; reichlich blühende Individuen waren gar nicht zu finden. Die Differenzen zwischen den Prozentzahlen weiblich blühender Individuen, den Intensitäten dieses Blühens sowie den mittleren Blütenmengen steigen hier bis auf bezw. 37.4, 34.7 und 63.6 % der Summen. Im Jahre 1910 ist die Anzahl weiblich blühender Individuen gar nicht so stark gesunken wie die der männlich blühenden (Diff. 56.0 %), dabei ist die Reduktion der mittleren Intensität des Blühens grösser als beim männlichen Blühen (Diff. 22.5 %), sodass der Unterschied der mittleren Blütenmengen hier doch etwa denselben Betrag wie dort (69.5 %) erreicht.

In Bezug auf ihre weibliche Blütenbildung zeigen die jungen und die alten Kiefern einen deutlichen Unterschied. Im guten Blütejahre 1909 zeichneten sich die letzteren durch ein beträchtlich reich-

♀-Blühen bei 316 freistehenden 150—260-jährigen Kiefern

Jahr	Prozentische Verteilung der Individuen auf d. Intensitätsklassen des Blühens: 0	1	2	3	4	5	% ♀-bl. Ind.	Bi.	Bm.
1910	73.2 ± 2.5	18.2 ± 2.2	4.3 ± 1.1	2.9 ± 0.9	1.4 ± 0.7	0.0 ± 0.0	26.812 ± 2.592	1.541 ± 0.050	0.413 ± 0.046
1909	15.4 ± 2.0	12.9 ± 1.9	9.0 ± 1.6	21.4 ± 2.3	20.4 ± 2.3	20.9 ± 2.3	84.654 ± 2.028	3.324 ± 0.076	2.811 ± 0.097
Diff. 1910 ÷ 1909	+ 57.8 ± 3.2	+ 5.3 ± 2.9	÷ 4.7 ± 1.9	÷ 18.5 ± 2.5	÷ 19.0 ± 2.4	÷ 20.9 ± 2.3	÷ 57.842 ± 3.291	÷ 1.783 ± 0.090	2.398 ± 0.107

♀-Blühen bei 1433 freistehenden 60-jährigen Kiefern

Jahr	Prozentische Verteilung der Individuen auf d. Intensitätsklassen des Blühens: 0	1	2	3	4	5	% ♀-bl. Ind.	Bi.	Bm.
1910	75.0 ± 1.1	22.0 ± 1.1	2.1 ± 0.4	0.9 ± 0.2	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	24.967 ± 1.145	1.160 ± 0.012	0.290 ± 0.015
1909	45.5 ± 1.3	20.3 ± 1.1	8.0 ± 0.7	13.5 ± 0.9	10.0 ± 0.8	2.7 ± 0.4	54.765 ± 1.314	2.391 ± 0.024	1.305 ± 0.040
Diff. 1910 ÷ 1909	+ 29.5 ± 1.7	+ 1.7 ± 1.6	÷ 5.9 ± 0.8	÷ 12.6 ± 0.9	÷ 10.0 ± 0.8	÷ 2.7 ± 0.4	÷ 29.798 ± 1.758	÷ 1.231 ± 0.036	1.015 ± 0.043

licheres Blühen aus. Das folgende Jahr hat zwar etwa die gleiche Abnahme der Intensität des Blühens hervorgerufen, dabei erhalten sich aber einzeln vorkommende weibliche Blüten bei den jungen Kiefern viel allgemeiner. Die mittlere Blütenmenge ist bei den alten Bäumen in höherem Grade gesunken und erreicht im Jahre 1910 für die beiden Altersklassen etwa denselben Betrag. *Allgemein gefasst scheint es sich so zu verhalten, dass die alten Kiefern überhaupt reichlicher als die jungen blühen, dass jene aber ihr weibliches, diese ihr männliches Blühen unter ungünstigen Bedingungen leichter einbüssen, oder dass die weibliche „Tendenz" dieser, die männliche „Tendenz" jener relativ das Übergewicht hat.*

Der Unterschied zwischen den mittleren Blütenmengen,

Jahr	Mittl. Menge der weiblichen Blüten			
	Alte Kiefern	Junge Kiefern	Diff., Grade	Diff., %
1910	0.413 ± 0.046	0.290 ± 0.015	$+ 0.123 \pm 0.048$	+ 17.5
1909	$2.811 + 0.097$	$1.305 + 0.040$	$1.506 + 0.105$	36.6

zeigt ein umgekehrtes Verhalten wie der des männlichen Blühens (S. 11). *In einem ungünstigen Blütejahre (1910) steigt die Differenz zwischen den mittleren Mengen der männlichen Blüten der Altersklassen ausserordentlich stark, sinkt aber für die mittleren Mengen der weiblichen Blüten in bedeutendem Grade.* Doch verschieben sich die Verbreitung und die Intensität des Blühens, wie gezeigt, nicht parallel. Die mittlere Blütenmenge ist hier nur als annäherndes Mass der Gesamterscheinung verwendet.

Um einen Überblick über die Schwankungen der weiblichen Blütenbildung in der Zeitperiode 1910—1906 zu gewinnen, könnte freilich das S. 14 benutzte Material von 86 alten Kiefern verwendet werden. Die geringe Anzahl der Individuen verbietet mir aber einerseits den Ergebnissen grössere Bedeutung beizumessen, und anderseits ist der Unterschied zwischen den Jahren 1910 und 1909 schon völlig genügend beleuchtet worden. Ich beschränke mich deshalb darauf, die

im Sommer 1909 gesammelten Angaben über die genannten Variationen in dem Zeitraum 1909—1906 wie dort, ohne Rücksicht auf das Alter der Bäume, zu ordnen:

♀-Blühen bei 817 60—260-jähr. Kiefern									
Jahr	Individuenzahl in d. Bi.-Klassen						% ♀-bl. Ind.	Bi.	Bm.
	0	1	2	3	4	5			
1909	319	153	70	123	99	53	61.0	2.66	1.50
1908	803	12	1	1	0	0	1.7	1.21	0.02
1907	795	13	3	4	2	0	2.7	1.77	0.05
1906	263	165	104	128	104	53	67.8	2.60	1.76

Die Jahre 1908 und 1907 sind hier durch sehr niedrige Werte vertreten. 20 von den 22 für 1907 notierten Fällen weiblicher Blütenbildung stammen jedoch von den Lokalitäten N:o 9 und 10, welche gerade durch ihr reichliches weibliches Blühen 1907 Ausnahmen bilden, wie im Folgenden näher gezeigt werden soll. Ebenso wurden 8 von den 14 im Jahre 1908 blühenden Individuen an der Lokalität N:o 6 gefunden, auf deren abweichende Blütenverhältnisse später eingegangen werden soll. Das Jahr 1910 würde nach den oben mitgeteilten Angaben ein viel intensiveres weibliches Blühen aufgewiesen haben. Es könnte aber fraglich sein, wie es sich damit in der Wirklichkeit verhält, denn für das Jahr 1910, wo die Untersuchung erfolgte, konnten auch ganz vereinzelt vorkommende Blüten immer nachgewiesen werden, während vereinzelte Blüten der früheren Jahre wegen des Abfalls der Zapfen sich unzweifelhaft in grosser Menge der Aufmerksamkeit entzogen. Ich wage mir diesbezüglich keine bestimmte Auffassung zu bilden.

Die Schwankungen der männlichen und der weiblichen Blütenbildung sind in den vier Jahren 1907—1910 recht gleichmässig, obwohl in Einzelheiten eine erhebliche Unabhängigkeit der Geschlechter von einander ersichtlich werden kann. Eine vollständige Ausnahme aber bildet das Jahr 1906, von dem gezeigt wurde, dass es sehr spärlich männliche Blüten hervorgebracht hatte, vielleicht noch spärlicher als

irgend eines der früheren Jahre bis 1910. Nun zeigt sich aber die weibliche Blütenbildung im Jahre 1906 als ebenso kräftig wie die im Jahre 1909. Es ist dies eine ganz auffallende Erscheinung.

Genauer und bequemer stellt sich ein Vergleich zwischen den in den verschiedenen Jahren produzierten Mengen weiblicher Blüten bei der Untersuchung von einzeln aus den Bäumen ausgewählten Typenzweigen. Diese Untersuchung wurde im Sommer 1910 ausgeführt. Das Blühen des Jahres 1910 kommt hier noch in Betracht, und ausserdem wurden auch die Jahrestriebe 1902—1905 bei einer Anzahl von Zweigen auf das Vorkommen von Zapfen- oder Blütennarben genau geprüft. Die Gesamtzahl der Typenzweige sowohl aus jungen wie aus alten Bäumen beträgt hier 5506, und ihr Blühen wird in einer Tabelle wie der S. 15 mitgeteilten veranschaulicht:

♀-Blühen einzeln ausgewählter Typenzweige

Jahr	I.		II.		III.		IV.	
	A.	V.	A.	V.	A.	V.	A.	V.
1910	12	0.12	6	2.5	—	—	—	—
1909	1002	100.00	242	100.0	143	100.0	57	100.0
1908	2	0.02	0	0.0	0	0.0	0	0.0
1907	21	0.21	2	0.8	4	2.8	21	36.8
1906	945	94.31	168	69.4	141	98.6	35	61.4
1905	—	—	4	1.6	—	—	—	—
1904	—	—	0	0.0	—	—	—	—
1903	—	—	0	0.0	—	—	—	—
1902	—	—	228	94.2	—	—	—	—
Sa. Zw.	4485		454		334		687	

In der Kolumne I finden sich alle meine in Enare gemachten Notierungen über das weibliche Blühen 1906—1910, in II nur diejenigen von diesen, wo sich die Untersuchung über den Zeitraum 1902—1910 erstreckte. In der Kolumne III sind von Herrn Dr. J. Östling in Enare und in IV von mir in Wittangi gemachte Notizen zusammengestellt.

Die Jahre 1910—1906 verhalten sich hier ganz ähnlich wie bei den Bestimmungen der Intensitäten für das weibliche Blühen der ganzen Bäume. Auch hier ist es nicht möglich sicher festzustellen, welches von den Jahren 1910, 1908 und 1907 die kräftigste bezw. die schwächste Blütenbildung aufgewiesen hat. 1908 muss jedoch als das Jahr betrachtet werden, wo das weibliche Blühen aller Wahrscheinlichkeit nach am stärksten unterdrückt war. Es wurden nämlich Zapfen und Zapfennarben aus diesem Jahre fast ausschliesslich nur auf den Gipfelzweigen II. Ordnung junger Bäume und sogar dort äusserst selten gefunden. Weibliche Blüten konnten dagegen hie und da im Jahre 1910 auch am unteren Teile der Krone konstatiert werden. Die Angaben für das Jahr 1907 müssen mit einiger Reservation aufgenommen werden. Es ist freilich wahr, dass ich in den nördlichen und östlichen Teilen des Untersuchungsgebietes nur äusserst selten — durchgehends seltener als Blüten aus dem Jahre 1910 — Zapfen und Zapfennarben auf den im Jahre 1907 gebildeten Trieben entdecken konnte. Dagegen wurde, wie weiter unten bei der Besprechung der Produktivität der Zapfenbildung näher auseinandergesetzt werden wird, ein stellenweise sogar reichliches Zapfenvorkommen aus dem genannten Jahre in den südlichen und südwestlichen Teilen des Gebietes beobachtet; die Typenzweige wurden sämtlich in den nördlicheren Gegenden eingesammelt. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die weibliche Blütenbildung im Jahre 1907 sogar ganz allgemein und nicht unbeträchtlich war, dass aber die Blüten oder die Zapfenanlagen wegen ungünstiger Witterungsverhältnisse in den nördlichen und östlichen Teilen von Enare auf einer so frühen Entwicklungsstufe der Vertrocknung anheimfielen, dass die Spuren dieses Blühens bei der Untersuchung nicht mehr wahrgenommen werden konnten. Jedenfalls erteile ich diesem Jahre hinsichtlich der weiblichen Blütenbildung in den südlichen und südwestlichen Gegenden von Enare unbedingt eine vermittelnde Stellung zwischen den äusserst produktiven Jahren 1909 und 1906 und den kaum in Frage kommenden Blütejahren 1910 und 1908 zu.

Welches von den Jahren 1909 und 1906 durch eine reichlichere weibliche Blütenbildung ausgezeichnet war, kann auch hier trotz dem

nicht unbeträchtlichen Zweigmaterial nicht mit Bestimmtheit entschieden werden. Nach den Schätzungen der Intensität des Blühens der Individuen (S. 26) ergab sich für das Jahr 1906 eine etwas höhere mittlere Blütenmenge. Bei den Untersuchungen der Typenzweige ist aber ein Überschuss des Blütenreichtums in den an verschiedenen Lokalitäten gesammelten Proben bald für das eine, bald für das andere der genannten Jahre erzielt worden. Dass im Endergebnis das Jahr 1909 als das reichere der Blütejahren erscheint, braucht also nicht der wahren Sachlage zu entsprechen. Es kann jedoch zwischen den genannten Jahren kein grosser Unterschied in der Produktivität der weiblichen Blütenbildung bestanden haben.

Die Kolumne II der Tabelle gewährt einen Einblick in die Schwankungen des weiblichen Blühens vom Jahre 1902 an. Aus diesen Angaben geht hervor, dass die Kiefern in den Jahren 1905, 1904 und 1903 etwa ebenso arm an weiblichen Blüten waren wie in den Jahren 1910, 1908 und, in den nördlichen und östlichen Gegenden, 1907. Dies stimmt übrigens vollkommen mit meinen unmittelbaren Beobachtungen überein. Dagegen traten auf den im Jahre 1902 herangewachsenen Langtrieben Zapfennarben in etwa gleicher Menge auf wie in den Jahren 1909 und 1906.

Die jährlichen Schwankungen der weiblichen Blütenbildung in noch früheren Zeiten werden später Berücksichtigung finden. Wie dort näher dargelegt wird, sind die frühesten, jetzt noch nachweisbaren vorzüglichen weiblichen Blütejahre 1887, 1891, 1895 und 1898 eingetroffen. Dann folgen die oben erwähnten Jahre 1902, 1906 und 1909. Eine Mittelstellung scheinen die Jahre 1890, 1897, 1899 und 1907 einzunehnen, während die weibliche Blütenbildung in den übrigen Jahren mehr oder weniger ganz unterdrückt gewesen ist. Die Intervalle zwischen den ausgesprochenen weiblichen Blütejahren betragen demnach in vier Fällen 4 und in zwei Fällen 3 Jahre. *Die Voraussetzungen für eine ganz vorzügliche Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze sind also in der Blütenbildung gegeben.*

Da ich zu spät darauf aufmerksam wurde, unterliess ich es bei den Untersuchungen der Typenzweige die Anzahl der Blüten bezw.

der Zapfen oder Zapfennarben an jedem Triebe zu notieren. An der Lokalität N:o 17 wurde jedoch versuchsweise eine solche Bestimmung an Typenzweigen von 72 60-jährigen Individuen ausgeführt, und das Ergebnis wird hier mitgeteilt:

Jahr	Anzahl ♀-Bl. an jedem Triebe						Bit.
	0	1	2	3	4	5	
1910	71	1	0	0	0	0	1.00
1909	25	35	9	2	0	1	1.36
1908	72	0	0	0	0	0	
1907	71	1	0	0	0	0	1.00
1906	42	25	3	2	0	0	1.23

Voraussichtlich wird es künftig Bestätigung finden, dass die Anzahl der weiblichen Blüten an den einzelnen Trieben durchschnittlich um so grösser wird, je reicher das Blütejahr ist [1]).

Wie sich die Geschlechter in den verschiedenen Jahren zu einander verhalten, zeigen die Vergleichswerte aus den Tabellen S. 21 (I) und S. 27 (II); das männliche Blühen in den Jahren 1902—1904 wird durch allgemeine Angaben ausgedrückt:

Jahr	♂-Blüten	♀-Blüten
1910	3.9	2.5
1909	**100.0**	**100.0**
1908	1.3	0.0
1907	14.8	0.8
1906	3.9	**69.4**
1905	**71.0**	1.6
1904	Spurenweise!	0.0
1903	Spurenweise!	0.0
1902	(reichlich?)	**94.2**

[1]) Holmerz, C. G. und Örtenblad, Th. (Om Norrbottens skogar, S. 13) geben etwas Ähnliches an: „Under rika fröår är det vanligt att finna tre eller ännu flera kottar i samma qvistkrans".

Während die übrigen Jahre in dem Verhalten der Geschlechter zu einander eine erhebliche Übereinstimmung aufweisen, zeigt das ausgesprochene weibliche Blütejahr 1906 nur eine spärliche männliche Blütenbildung und das Jahr 1905, wo das männliche Blühen äusserst kräftig war, nur spurenweise weibliche Blüten. Es ist eine sehr eigentümliche Sache, *dass in einem produktiven weiblichen Blütejahre der Kiefer ein entsprechend reichliches männliches Blühen nicht eintritt und dass andererseits die männliche Blütenbildung durch den Jahreseinfluss stark gesteigert werden kann, ohne auch das weibliche Blühen entsprechend zu begünstigen.* Diese Erscheinung wird durch die später beschriebenen korrelativen Beziehungen zwischen den Geschlechtern einigermassen beleuchtet, erklärt wird sie aber nicht. Wie allgemein dieses Nichtzusammentreffen der männlichen und weiblichen Blütejahre ist, kann nur durch lange andauernde Verfolgung des Blühens in derselben Gegend bestimmt werden [1]). Kleinere Unterschiede in der Intensität der männlichen und der weiblichen Blütenbildung in einem und demselben Jahre sind eigentlich nur als niedere Stufen derselben Erscheinung zu betrachten und verdienen daher volle Beachtung.

Ob die Untersuchung der männlichen Blütenbildung in einem vorzüglichen weiblichen Blütejahre für die Befruchtungsmöglichkeiten und demgemäss für die Reproduktion der Kiefer überhaupt von Bedeutung ist, scheint mir sehr unsicher zu sein. Ich halte eine solche Beeinflussung für wenig wahrscheinlich, denn männliche Blüten werden, wie gezeigt, wenigstens auf den älteren freistehenden Bäumen auch in den ungünstigsten Jahren in beträchtlichen Mengen erzeugt.

[1]) Schottes Angaben, dass die weibliche Blütenbildung in den Jahren 1909 und 1911 in gewissen Gegenden Schwedens unterdrückt wurde, sind hier von Interesse. In „Skogsträdens frösättning hösten 1911", S. 401, sagt er: „Från några bevakningstrakter klagas särskildt öfver att det varit ondt om honblommor" und in „Skogsträdens frösättning hösten 1909", S. 9, erwähnt er „— — — iakttagelser af kronojägarna i — — —, att endast hanblommor observerades hos tallen inom deras bevakningstrakter". Es wird aber nicht mitgeteilt, wie reichlich die männliche Blütenbildung in den fraglichen Gegenden war. Die Ursache zu der beschriebenen Sachlage kann ja einfach die sein, dass die Blütenbildung überhaupt schwach war, wobei an älteren Bäumen jedoch männliche Blüten wahrscheinlich immer zu finden sind.

Einige Umstände, die zwar ausserhalb des Rahmens dieser rein deskriptiven Untersuchung fallen, mögen an dieser Stelle doch kurz erwähnt werden, weil sie auf die Reproduktion nicht ohne Einfluss sind. Ehe sich die Befruchtung in dem auf das Blütejahr folgenden Jahre vollzieht, sind besonders an der polaren und alpinen Waldgrenze viele Faktoren wirksam, durch welche die später folgende Samenbildung gefährdet werden kann oder die auch die Samenqualität in ungünstiger Richtung beeinflussen. Sowohl die männliche als die weibliche Blütenentwicklung fängt zeitig im Frühjahr an, wo in den fraglichen Gegenden regelmässig häufige, scharfe und andauernde Witterungswechsel auftreten. Man kann sich leicht vorstellen, dass diese ungünstigen Bedingungen auf die jungen Samenanlagen und Pollenkörner einen bedeutenden Einfluss ausüben. So z. B. könnte die Keimfähigkeit des Pollens aufgehoben werden. Aber auch wenn die Pollenschläuche zur Entwicklung gelangen, ist es nicht ausgeschlossen, dass die Kerne doch nicht mehr befruchtungsfähig sind. Ebenso liegt die Sache bezüglich der weiblichen Anlagen. Vorausgesetzt, dass der erste Frühling den Entwicklungsgang nicht hemmt, folgen doch noch ein Herbst und ein zweites Frühjahr, wo die äusseren Einflüsse für die weitere normale Entwicklung der zarten Organe kritisch sein können. Wenn dann auch die Zapfen auswachsen, ist immerhin durchaus nicht gesagt, dass auch die Befruchtung wirklich vollzogen ist.

IV. Die Sterilität.

Die Schwankungen der Blütenbildung zeigen sich teils in der Intensität des Blühens bei den blühenden Individuen, teils in der Verbreitung des Blühens unter den Individuen. Wie schon gezeigt worden ist und noch im Folgenden dargelegt werden soll, sind die Schwankungen der männlichen und der weiblichen Blütenbildung bei der Kiefer, sowohl was die Intensität wie was die Verbreitung betrifft, von

einander recht unabhängig. Die Sterilität wird infolgedessen hier durch die Verbreitung der beiden Geschlechter im Verein bestimmt.

Die Sterilität ist in gewisser Hinsicht ein Phänomen von ebenso grosser Bedeutung wie die Variation in der Reichlichkeit des männlichen und des weiblichen Blühens, und die sterilen Bäume bedingen sich das gleiche Interesse aus wie die Zapfensuchtindividuen und die mit männlichen Blüten übersäeten Bäume. Wie diese letztgenannten unter sonst ungünstigen Bedingungen ganz einzeln in dem sonst blütenarmen Bestande auftreten können, so weisen gewisse Individuen auch in dem günstigsten Blütejahre auf dem vorteilhaftesten Standort keine einzige Blüte auf, ohne dass in der vegetativen Gestaltung des Baumes irgend ein direkter Erklärungsgrund entdeckt werden könnte und trotzdem häufig dasselbe Individuum jeweils sogar reichliche Spuren des Blühens in einem nicht entfernten früheren Jahre aufweist. Unter den 60-jährigen Kiefern, die im Jahre 1909, wo sowohl die männliche als auch die weibliche Blütenbildung ausserordentlich reichlich war, vollkommen steril waren, fanden sich einige Individuen, welche in dem folgenden sehr ungünstigen Blütejahre doch einzelne weibliche Blüten trugen, dagegen zeigte aber ein beträchtlicher Teil der im erstgenannten Jahre sterilen Bäume Spuren eines mehr oder weniger reichlichen Blühens in den letztvergangenen Zeiten. Von 634 im Sommer 1909 untersuchten $2\,^1/_2$—4 m hohen freistehenden und normalentwickelten 60-jährigen Bäumen waren 127 oder 20.0 % steril. Von diesen trugen aber 47 oder 37.0 % noch Zapfen aus den Jahren 1906 (40 Ind. oder 31.5 %) und 1898 (23 Ind. oder 18.1 %). Die Anzahl der Individuen mit nicht nachweisbarem früherem Blühen sinkt also auf 80 oder 12.6 %. Die Zapfen von 1906 waren aber recht allgemein, diejenigen von 1898 schon nahezu vollständig abgefallen; noch älteres weibliches Blühen konnte meistens gar nicht mehr bestimmt werden. Früheres männliches Blühen wurde nicht in Betracht gezogen und kann auch nicht mehr als 4—5 Jahre zurück verfolgt werden. Wenn man sich dies vor Augen hält und dazu noch berücksichtigt, dass in der 60-jährigen Lebenszeit dieser Bäume eine Menge von sehr reichlichen sowohl männlichen als weiblichen Blüte-

jahren eingetroffen ist, dürfte im vorliegenden Material die Möglichkeit des Vorkommens von Individuen, die überhaupt noch nie geblüht haben, nahezu auf Null reduziert sein. — Analog verhielten sich die alten Kiefern. Sterile Individuen waren im Jahre 1909 wegen des besonders reichlichen männlichen Blühens unter den freistehenden Bäumen ausserordentlich selten, und in der Regel trugen die Bäume Zapfen teils noch aus dem Jahre 1906, teils aber nur aus älteren Zapfenjahren, und in einigen Fällen waren Zapfen nur noch auf dem Boden zu finden; bloss ein einziger Baum wurde an den untersuchten Lokalitäten gefunden, wo keine Andeutung eines Blühens ersichtlich war [1]). Einige im Jahre 1909 blühende Bäume zeigten nur noch Anzeichen eines weiblichen Blühens von sehr altem Datum und scheinen in der zwischenliegenden Zeit nicht weiblich geblüht zu haben.

Der individuell schnelle Wechsel zwischen Blühen und Sterilität, bezw. Männlichblühen—Nicht-männlichblühen und Weiblichblühen—Nicht-weiblichblühen, ist für die Kiefer, wenigstens in dem untersuchten polaren Waldgebiet, ebenso charakteristisch wie die später erwähnten unregelmässigen Schwankungen der Intensität des Blühens und der Geschlechtstendenz und wirkt besonders auffallend beim Vergleich mit der bei anderen Individuen hervortretenden grossen Stabilität der Geschlechtstendenz und der Intensität des Blühens. Die Menge der Individuen mit ausgesprochener, stark hervortretender Blütetendenz, männlicher oder weiblicher, oder mit total unterdrückter Blütenbildung, steht deutlich in Beziehung zu der durch die Beschaffenheit des Standortes oder Bestandes bedingten und mit dem Alter wechselnden Gestaltung des Blühens überhaupt. So findet man an den alten freistehenden Kiefern die *Equisetiformis*-Ausbildung, an etwas ruderalischen Lokalitäten findet man reichlich weiblich blühende Individuen und unter allerlei ungünstigen Verhältnissen sterile Bäume, bei denen die durch die Standortsbedingungen oder das Alter verursachten Zustände in hervorragendem Grade bei der Blütenbildung be-

[1]) Örtenblad, Th. (Om den högnordiska tallformen, S. 31) äussert sich in folgender Weise: „Sterila tallar, hvilka icke ens genom affallna kottar kunnat påvisas hafva egt en fruktifikationsperiod, anträffas i enstaka fall".

stimmend sind und den klimatischen Faktoren der Blütenbildung kräftig entgegenwirken.

Der Jahrescharakter kann entweder die männliche oder die weibliche Blütenbildung mehr begünstigen. Doch wird das Sterilitätsprozent, wie im folgenden Kapitel noch näher dargelegt werden soll, keineswegs von dem allgemeiner auftretenden Geschlecht allein bestimmt. Als allgemeine Regel kann aufgestellt werden, dass das Sterilitätsprozent durch die beiden Geschlechter, in dem Masse wie sie vertreten sind, bestimmt wird, in einem vorzüglichen männlichen Blütejahre in erster Linie durch das männliche, in einem das weibliche Blühen mehr begünstigenden Jahre vor allem durch das weibliche Geschlecht. Das Gesagte gilt selbstverständlich auch von den Schwankungen des Sterilitätsprozentes in einem und demselben Jahre bei verschiedenen Alterskategorien, an verschiedenen Lokalitäten und unter sonst verschiedenen Bedingungen.

Die Beziehungen zwischen der Sterilität und der Reichlichkeit des Blühens sind ziemlich komplizierter Natur; sie umfassen nämlich einerseits das Verhältnis der prozentischen Menge von Individuen ohne männliche Blüten zur Intensität des männlichen Blühens und andererseits dasselbe Verhältnis in Betreff der weiblichen Blütenbildung. Ich bezweifle, dass die Sterilität richtig beurteilt werden kann, wenn man zunächst nicht diese beiden Einzelerscheinungen berücksichtigt. Der Mittelwert (die „mittlere Blütenmenge") der zwischen 0 und 5 — nach der von mir benutzten Gradierung — stufenweise schwankenden Intensitäten des Blühens der Individuen ist allerdings ein relatives Mass des Ergebnisses, welches einerseits durch die äusseren Bedingungen (Jahrescharakter, Standortsverhältnisse) des Blühens, andererseits durch die inneren Zustände (Alter, Individualität) hervorgerufen wird. Die Null-Klasse jedoch kann den anderen Klassen nicht gleichgestellt, aber auch nicht als deren Gegensatz betrachtet werden. Innerhalb der Null-Klasse sind eine Menge Varianten angehäuft, die wahrscheinlich sowohl in der Richtung als auch in der Intensität der Geschlechtstendenzen sehr verschieden reagieren, aber Individuen ganz ohne Fähigkeit der Blütenbildung kommen wohl nicht vor: eine wirkliche

Null-Klasse existiert nicht, wenn man dabei die *Fähigkeit* Blüten zu produzieren (die „Tendenzen") im Auge hat. Es wäre nun das Verhältnis zwischen der Grösse der Null-Klasse und der Reichlichkeit der Blütenbildung, durch die Intensität des Blühens gemessen, klarzulegen.

Die Wertschätzung der hier in Betracht zu ziehenden Relationen leidet sehr darunter, dass die Anzahl der an einer jeden Lokalität untersuchten Individuen meistens viel zu gering war und dass demnach das den höheren Sterilitätsprozentklassen (siehe die Tabelle unten!) entsprechende blühende Material sehr unansehnlich war und eine sichere Bestimmung der Intensität des Blühens nicht zulässt. Unten habe ich alle diejenigen Lokalitäten, wo die Individuenzahl zu gering erschien, ausgeschieden. Sonst ist nur noch zu bemerken, dass die in den verschiedenen Jahren (1909 und 1910) und an den verschiedenen Lokalitäten gemachten Beobachtungen vereinigt sind. Dies scheint mir aus später zu erwähnenden Gründen berechtigt.

Je mehr die Intensität des männlichen Blühens (*Bi* ♂ der Tabelle) an den Lokalitäten abnimmt, desto grösser wird die Prozentzahl der nicht-männlich blühenden oder, wie ich sagen will, der in Bezug auf das männliche Blühen „sterilen" Individuen ($^0/_0$ ♂$_0$ der Tabelle). Dies ersieht man sofort, wenn die Lokalitätsangaben nach den Prozentzahlen der nicht-männlich blühenden geordnet und die mittleren Intensitäten des Blühens dieser Klassen bestimmt werden. Klassen mit spärlichen Individualfällen sind in der Tabelle vereinigt:

$^0/_0$ ♂$_0$	Bi ♂					Sa. Ind.	M.
	1	2	3	4	5		
0—4.9	8	3	11	25	55	102	4.14
5—9.9	7	6	12	20	55	100	4.02
10—14.9	14	8	11	27	53	113	3.86
15—19.9	7	4	18	21	37	87	3.89
20—39.9	15	2	14	24	42	97	3.78
40—44.9	24	8	20	19	36	107	3.33
45—49.9	32	20	47	30	35	164	3.10
50—69.9	11	4	6	8	6	35	2.83
70—89.9	34	9	13	12	4	72	2.21
90—99.9	19	7	5	3	1	35	1.86

Aus der ursprünglichen Tabelle, wo die $^0/_0$ δ_0 -Werte in Klassen mit 4.9 $^0/_0$ Spielraum eingeteilt sind, lässt sich ein Korrelationskoeffizient,

$$r = \div 0.417 \pm 0.027$$

ermitteln, welcher zeigt, dass in dem fraglichen Verhalten eine erhebliche Stabilität besteht.

Als Regression der Intensität des Blühens auf der prozentischen Verschiebung in der Verbreitung des Blühens wird

$$R\,\frac{y}{x} = \div 0.0257 \pm 0.0017$$

gefunden, was einer Veränderung der Intensität des Blühens von etwa 2.57 Grad auf 100 $^0/_0$ entspricht.

Die Abnahme der Intensität des weiblichen Blühens der Bestände bei Steigerung der Anzahl der „weiblich-sterilen" Individuen kann aus der folgenden Übersicht berechnet werden.

$^0/_0$ ♀$_0$	Bi ♀					Sa. Ind.	M.
	1	2	3	4	5		
0—4.9	9	4	10	8	24	65	3.68
5—9.9	7	17	25	30	21	100	3.41
10—14.9	27	13	26	29	14	109	2.91
15—19.9	65	31	80	58	45	279	2.85
20—24.9	18	4	10	17	7	56	2.84
25—34.9	49	44	51	38	6	188	2.51
35—39.9	13	8	8	2	2	33	2.15
40—44.9	49	27	16	13	3	108	2.02
45—54.9	69	15	29	14	4	131	2.00
55—59.9	78	21	28	18	1	146	1.92
60—79.9	98	13	6	1	0	118	1.24
80—89.9	49	9	3	0	0	61	1.25
90—99.9	12	0	0	0	0	12	(1.00)

Die Korrelation lässt sich hier durch den Koeffizienten

$$r = \div 0.715 \pm 0.013$$

ausdrücken, sie ist somit viel fester als beim männlichen Blühen. Die Regression

$$R\frac{y}{x} = \div 0.0302 \pm 0.0005$$

gibt einen Unterschied von 3.02 Intensitätsgraden zwischen völliger „Sterilität“ und vollständigem Blühen an.

Ich lege kein besonderes Gewicht auf die absoluten Werte der erzielten Angaben, da sie aus einem nicht ganz zuverlässigen Material berechnet sind. Doch darf so viel als sicher gelten, dass die besprochene Korrelation für das weibliche Geschlecht beträchtlich fester ist, indem die Differenz zwischen den Koeffizienten:

$$\begin{array}{rl} & \div 0.715 \pm 0.013 \\ & \div 0.417 \pm 0.027 \\ \hline \text{Differenz:} & 0.298 \pm 0.030 \end{array}$$

26.3 % von deren Summe beträgt und etwa zehnmal grösser ist als der mittlere Fehler. Es scheint folglich, als ob hier ein spezifischer Unterschied zwischen dem männlichen und dem weiblichen Blühen bestehe.

Bei der Berechnung der Korrelationskoeffizienten ist oben die 0-Klasse der supponierten Eigenschaft (% ♂ bezw. % ♀) mit in Rechnung gezogen. Obwohl dieser Umstand theoretisch nicht ganz berechtigt ist, glaube ich nicht, dass er hier sehr störend wirkt. Man muss sich immerhin vorstellen — und dies ist sicherlich auch in besonders günstigen Blütejahren an den vorteilhaftesten Standorten wenigstens einigermassen der Fall — dass sich von dem Punkte an, wo praktisch genommen alle Individuen eines einheitlichen Bestandes Blüten tragen, eine stetige Steigerung der Intensität des Blühens vollziehen kann, bis dieselbe annähernd den Wert 5 erreicht und vielleicht kein einziges Individuum mehr mit den Intensitäten 1—4 blüht. Nach oben hin würde die Tabelle dann einen entsprechenden Abschluss finden, wie das weibliche Blühen in der obigen Tabelle nach unten zeigt.

Die groben Züge, die aus den mitgeteilten Tabellen hervorgehen, geben einen gewissen Einblick in die Gesamterscheinung der Schwankungen der Blütenbildung. In einem gewissen Jahre stehen in den verschiedenen Beständen die mittleren Intensitäten des weiblichen und des männlichen Blühens stets in einem bestimmten Verhältnis zu den „Sterilitätsprozenten“ [1]). In einem folgenden Jahre, wo die Blütenbildung eine andere ist, zeigt jeder der Bestände ein anderes Verhalten, indem neben der Veränderung der mittleren Intensität des Blühens eine ganz entsprechende Veränderung des Sterilitätsprozentes eintritt. Diese gegenseitigen Veränderungen der Intensität und der Verbreitung des Blühens erfolgen zweifelsohne sehr gesetzmässig, und *es ist höchst wahrscheinlich, dass das Verhältnis zwischen der Menge von nichtblühenden Individuen (Sterilitätsprozent) und der Intensität des Blühens ziemlich konstant ist derart, dass einem gewissen Sterilitätsprozent eine bestimmte mittlere Intensität des Blühens des fraglichen Geschlechtes entspricht.* Wenn also nur die mittlere Intensität des Blühens in einem gleichmässigen und gleichalterigen Bestande bestimmt ist, könnte man auch die Prozentzahl der nichtblühenden Bäume annäherungsweise voraussagen, und wenn das Sterilitätsprozent bekannt ist, dann lässt sich auch die mittlere Intensität des Blühens ziemlich genau berechnen.

Die obige Darstellung deutet darauf hin, dass auch der Null-Klasse eine gewisse „Tendenz“ zum Blühen zukommen muss, deren Intensität in einem bestimmten Verhältnis zu der mittleren Intensität des Blühens steht. *Jedes Individuun scheint die Fähigkeit oder die „Tendenz“ zu besitzen sowohl männlich als weiblich zu blühen.* „Genotypisch“ [2]) eingeschlechtliche Individuen kommen, soweit dies hier beurteilt werden kann, nicht vor. Die Sterilität drückt somit nur aus, dass die Entfaltungsbedingungen der Blütenbildung, sei es wegen der

[1]) Eigentlich als „Prozent der nicht-männlich bezw. nicht-weiblich blühenden Individuen“ zu bezeichnen. Wenn aber nur von dem einen Geschlecht die Rede ist, wie hier, kann man in Bezug auf dieses Geschlecht ebensogut von „Sterilität“ sprechen. Der Ausdruck „Sterilitätsprozent“ möge darum nicht missverstanden werden.

[2]) Vgl. Johannsen, W. Elemente der exakten Erblichkeitslehre.

Standortsverhältnisse oder Jahreseinflüsse oder wegen der durch das Alter oder die „Individualität" bedingten inneren Zustände derart ungünstig sind, dass eine sichtbare Reaktion nicht erfolgt.

Oben ist jedes der Geschlechter für sich getrennt betrachtet worden. Die Sterilität, als „Nicht-blühen" definiert, wird, wie angedeutet, von den beiden Geschlechtern im Verein bestimmt. Wenn eine derartige Korrelation bestände, dass die Intensitäten des männlichen und des weiblichen Blühens immer proportional wären, so wäre es nur das in jedem Einzelfalle dominierende Geschlecht, dessen Häufigkeit die Sterilität begrenzt. Im grossen ganzen scheint eine solche Korrelation zu bestehen, wie auch aus folgender fragmentarischer Übersicht hervorgeht, wo einige der Lokalitätsangaben nach steigender Prozentzahl steriler Individuen geordnet und wo die durchschnittlichen Intensitäten des Blühens sowie deren Mittelwerte hinzugefügt sind:

% Steril	Bi ♂	Bi ♀	M.	Sa. Ind.
0—1	4.2	3.1	3.7	251
2—6	3.9	2.8	3.4	225
7—19	3.6	2.1	2.9	338
20—35	3.0	2.0	2.5	312
36—45	2.6	1.8	2.2	192
46—63	2.4	1.3	1.5	312
64—92	1.5	0.9	1.2	445

Jedoch geht eine andere Erscheinung in ganz entgegengesetzter Richtung, nämlich das oft deutliche Bestreben der Geschlechter verschiedene Bäume für sich allein einzunehmen. Dieses Phänomen, die *„Geschlechtsdivergenz"*, muss darum auch bei der Veranschaulichung der Sterilitäterscheinung berücksichtigt werden. Die Erforschung der Ursachen der Sterilität gehört ebensowenig wie die der Blütenbildung in diese Arbeit.

V. Die Geschlechtsdivergenz.

In der forstlichen Literatur liegen zerstreute Angaben vor des Inhalts, dass die lappländische Kiefer von der Kiefer südlicherer Breiten durch das allgemeine Vorkommen von Individuen, die nur oder vorwiegend Blüten des eines Geschlechtes produzieren, abweicht[1]), und es ist auch die Annahme ausgesprochen worden, dass dies auf irgendeiner „Rasseneigentümlichkeit“[2]) der lappländischen Kiefernform beruhen könne.

Schon die bei der Besprechung der innigen Beziehungen zwischen der Intensität des Blühens und der Prozentzahl der nichtblühenden Individuen erörterten Tatsachen deuten unzweifelhaft darauf hin, dass die Fähigkeit sowohl männlich als weiblich zu blühen bei jedem Individuum zu finden ist, obwohl die Blütenbildung in sehr verschiedener Weise und teilweise gar nicht erfolgt. Dafür erhält man sofort einen nahezu vollkommenen Beweis, wenn man auch das frühere Blühen und nicht nur das Verhalten des Individuums in einem einzigen Jahre in Betracht zieht. Zwei Kategorien von freistehenden alten (I) bezw. jungen (II) Bäumen, die im Sommer 1909 untersucht wurden, reichen völlig hin, um dies darzutun. Das Blühen in dem genannten Jahre wird unten in der ersten Kolumne angegeben, in der zweiten ist das

[1]) Hagemann, A. (Furuens Frøsætning og Konglernes Indsamling) erwähnt den Diöcismus der Kiefer in den arktischen Wäldern Norwegens, gibt aber (S. 128) an, dass von diesem Diöcismus südlicher (in Salten) nichts oder so gut wie nichts mehr zu merken ist: „Saa langt nede som i Saltens Furuskov . . . mærker man dog intet eller i alfald kun en svag Antydning til en saadan Diœci. Det almindelige Tilfælde er, at man her som andetsteds finder, begge Slags Blomster siddende paa samme Træ.“

Norman, J. M. (Indberetning fra Skogdirektøren, S. 90) erwähnt den Diöcismus als eine für die arktischen Wälder spezifische Eigentümlichkeit.

Sylvén, N. (Om könsfördelningen hos tallen, S. 84) sagt: „Förekomsten af rena han- och rena honträd af tall synes vara särskildt utmärkande för nordligare trakter, kanske speciellt för den lappländska tallformen.“ Eingeschlechtliche Kiefern sollen in den südlicheren Gegenden Schwedens äusserst selten vorkommen.

[2]) Sylvén, N., l. c.

Zapfenvorkommen auf den Trieben vom Jahre 1906, in der dritten dasjenige auf den Trieben vom Jahre 1898 angeführt, und schliesslich wird die Anzahl der alten und der jungen Individuen mitgeteilt. Die Ge-

Bl. 1909	Zapfen		Individuenzahl	
	1906	1898	I.	II.
0	0	0	0	80
0	♀	0	1	24
0	♀	♀	0	16
0	0	♀	0	7
♂	0	0	4	67
♂	♀	0	3	53
♂	♀	♀	6	24
♂	0	♀	6	25
♀	0	0	5	20
	♀	0	7	70
	♀	♀	79	112
	0	♀	11	6
♀	0	0	1	11
♀	♀	0	0	48
♀	♀	♀	10	62
♀	0	♀	0	9
	Summe Ind.		133	634

schlechtsverteilung bei den 132 im Jahre 1909 blühenden 150—260-jährigen Kiefern verändert sich, wenn auf das Zapfenvorkommen in den Jahren 1906 und 1898 Rücksicht genommen wird, in folgender Weise:

Blühen	1909		♀-Blühen 1906 und 1898 berücksichtigt	
	Sa. Ind.	%	Sa. Ind.	%
♂	19	14.4	4	3.0
	102	77.3	117	88.7
♀	11	8.3	11	(8.3)

Die allermeisten der im guten Blütejahre 1909 rein männlich blühenden Individuen trugen noch nach den Blütejahren 1906 und 1898 Zapfen. Wären auch die Zapfennarben berücksichtigt worden, so hätten höchst wahrscheinlich Spuren eines früheren weiblichen Blühens auch bei den übriggebliebenen 4 „rein männlichen“ Individuen beobachtet werden können. Unglaublich ist es immerhin, dass diese, im Gegensatz zu den übrigen „rein“ männlichen Bäumen, in ihrer ganzen Lebenszeit keine einzige weibliche Blüte hervorgebracht haben. Die vier Bäume wuchsen sämtlich an einer recht ungünstigen Lokalität und waren teilweise vertrocknet; es liegt da der Gedanke nahe, dass hierin der Grund des Mangels an weiblichen Blüten zu suchen sei. An anderen Lokalitäten habe ich unter freistehenden, normalen älteren Bäumen nie rein männlich blühende gesehen, die nach sehr sorgfältiger Untersuchung keine Spuren früheren weiblichen Blühens aufgewiesen hätten. Für die 1909 als nur weiblich bezeichneten Individuen muss bemerkt werden, dass in einigen Fällen vielleicht einzelne Spuren von männlichem Blühen der Aufmerksamkeit entgangen sind und dass frühere männliche Blütenbildung nicht verfolgt vurde; wenig wahrscheinlich ist es jedoch, dass diese 11 Bäume nie männlich geblüht hätten.

Die 60-jährigen Kiefern zeigen ein fast analoges Verhalten:

Blühen	1909		♀-Blühen 1906 und 1898 berücksichtigt	
	Sa. Ind.	%	Sa. Ind.	%
♂	169	33.3	67	13.3
♂♀	208	41.1	310	61.1
♀	130	25.6	130	(25.6)

Die Anzahl der im Jahre 1909 rein männlich blühenden Individuen wird hier, wenn deren frühere Zapfenbildung Berücksichtigung findet, um 60 $^1/_2$ Prozent reduziert. Die oben gemachten Bemerkungen gelten auch hier. Sonst ist noch der Umstand von Wichtigkeit, dass eingeschlechtlich blühende Individuen an einigen Lokalitäten sehr spär-

lich waren. So schwankte die Anzahl der im Jahre 1909 rein männlichen Bäume zwischen 9 % und 69 %, diejenige der rein weiblichen zwischen 0 und 68 % sowie die der zwitterigen zwischen 6 % und 96 %. Weiter blühten in demselben Jahre von 86 an der Lokalität N:o 1 untersuchten alten Kiefern 17.3 % rein männlich, 11.5 % rein weiblich und 71.2 % zwitterig; wenn die weibliche Blütenbildung im Jahre 1910 und das Zapfenvorkommen aus früheren Zeiten sowie das männliche Blühen in den Jahren 1910—1906 in Betracht gezogen wurde, erwies es sich, dass alle im Jahre 1909 rein männlich blühenden Individuen auch weiblich geblüht hatten und dass nur bei 7.0 % der rein weiblich blühenden in den Jahren 1910—1906 kein männliches Blühen nachgewiesen werden konnte, wodurch die Prozentzahl der Zwitterindividuen auf 93.0 % stieg.

Das Gesagte zeigt schon ganz deutlich, dass es sich nicht um das Fehlen der „Tendenz" oder der genischen Fähigkeit Blüten des einen oder des anderen Geschlechtes zu produzieren handeln kann, sondern dass die besprochene „Geschlechtsdivergenz" nur als eine Folgeerscheinung der Auslösungsbedingungen des Blühens aufzufassen ist. Andererseits muss hervorgehoben werden, dass so gut wie alle normalen, freistehenden und nicht zu jungen Kiefernindividuen innerhalb eng begrenzter Zeiträume Äusserungen der beiden Geschlechtstendenzen aufweisen. Die oben angeführten Tatsachen sprechen also entschieden gegen solche leeren Behauptungen (Sylvén, l. c.), wie dass es Individuen gebe, die *das ganze Leben hindurch* nur eingeschlechtlich blühen, oder dass alte Bäume *eben begonnen* haben Blüten des einen oder des anderen Geschlechtes zu produzieren, oder dass die gelegentliche Sterilität ein Anzeichen einer *noch nicht erreichten* „Geschlechtsreife" ist. Über das Zukünftige ist ja nichts und über das Vergangene nur ausserordentlich wenig zu entnehmen.

Obwohl „genotypisch" monöcisch, macht sich bei der lappländischen Kiefer doch ein allgemeines und unter gewissen Bedingungen sehr auffallendes Streben nach Trimonöcismus geltend, nämlich in der Ausbildung von Individuen, welche in einem gewissen Jahre ausschliesslich oder vorwiegend Blüten des einen Geschlechtes produzie-

ren. Diese Erscheinung, die ich hier als „Geschlechtsdivergenz“ bezeichne, eignet sich ganz gut für eine systematische statistische Analyse. Ich fasse die genannte Erscheinung als Folge des vegetativen Zustandes der Individuen und der Vegetationsbedingungen auf, so wie diese in dem Blühen überhaupt einen Ausdruck finden.

Als erste Ursache des eingeschlechtlichen Blühens der Bäume will ich den Einfluss des Jahrescharakters nennen. Der Jahrescharakter wirkt auf männliches und weibliches Blühen verschieden, und die hierdurch hervorgerufene Geschlechtsdivergenz erhält ihre völlige Erklärung aus der bei der Besprechung der Sterilität erwähnten Erscheinung, dass die Schwankungen der Intensität des Blühens von ganz entsprechenden Veränderungen in der Verbreitung der Geschlechter unter den Individuen begleitet sind. In dieser Hinsicht bietet die Geschlechtsdivergenz sehr wenig von Interesse dar, und ich benutze nur die Gelegenheit das Verhalten der Geschlechter zu einander überhaupt in den Jahren 1911—1906 etwas näher zu erörtern. Die drei letztvergangenen Jahre zeigen deutlich, wie sehr die Prozentzahl der eingeschlechtlich blühenden Bäume schwanken kann.

Jahr	Alte Kiefern			Junge Kiefern		
	% Ind. mit ♂-Blüten	% Ind. mit ♀-Blüten	% Eingeschl. unter den blühenden Ind.	% Ind. mit ♂-Blüten	% Ind. mit ♀-Blüten	% Eingeschl. unter den blühenden Ind.
1911	28.0	0.0	100.0	0.0	2.0	100.0
1910	89.5	26.8	74.2	15.7	25.0	79.2
1909	90.1	84.6	23.5	55.8	54.8	60.5

Wegen der verschiedenen Anzahl der männlich und weiblich blühenden Individuen muss notwendigerweise eine Art Geschlechtsdivergenz zustande kommen, und zwar in um so höherem Grade, je grösser der Unterschied in der Verbreitung der Geschlechter ist. Das Jahr 1909 brachte sehr reichlich sowohl männliche als weibliche Blüten hervor; deshalb ist die Geschlechtsdivergenz hier am geringsten. Im Jahre 1910 ist der Unterschied zwischen der Anzahl der männlich und weib-

lich blühenden Individuen erheblich grösser und dementsprechend auch die Menge eingeschlechtlich blühender Bäume. Im Jahre 1911 blühten die Kiefern ausschliesslich eingeschlechtlich. In Bezug auf die Geschlechter zeigen die jungen und die alten Kiefern ein entgegengesetztes Verhalten, indem bei geschwächter Blütenbildung bei den alten das männliche Blühen immer mehr das Übergewicht gewinnt, bei den jungen aber das weibliche; im Jahre 1911 beobachtete ich bei diesen nur weibliche, bei jenen nur männliche Blüten. Bei den alten Kiefern verhalten sich die Jahre 1908 und 1907 ziemlich wie das Jahr 1910, indem die männliche Blütenbildung stark dominiert, im Jahre 1906 jedoch ist das weibliche Geschlecht im Übergewicht und der grösste Teil der Bäume rein weiblich. So wechselt die Geschlechtsverteilung im höchsten Grade sowohl „quantitativ" als „qualitativ" je nach den jährlichen Verschiedenheiten in der Blütenbildung und dem Alter der Bäume; später werden die standörtlichen Einflüsse etwas berücksichtigt werden. Es sind aber noch andere Faktoren wirksam, welche die Erscheinung komplizieren.

Wenn gleich viele Bäume in einem einheitlichen Bestande männliche und weibliche Blüten trügen, wäre bei vollkommener positiver Korrelation zwischen den geschlechtlichen Tendenzen zu erwarten, dass nur zwitterig blühende Individuen vorkämen. Wo die Verbreitung der beiden Geschlechter verschieden ist, wäre wiederum zu erwarten, dass eingeschlechtlich blühende Individuen nur des reichlicher vertretenen Geschlechtes zu finden wären. Eben darin, dass dies nicht der Fall ist, zeigt die Kiefer deutlich die Eigenschaft, die Geschlechtsdivergenz im engeren Sinne genannt werden konnte. Diese Erscheinung tritt mehr oder wenig unabhängig vom Alter und von äusseren Beeinflussungen hervor und ist ein Ausdruck der verschiedenen Fähigkeit der Individuen männliche und weibliche Blüten zu produzieren. Das Fehlen einer vollkommen positiven Korrelation — oder vielmehr das Vorhandensein einer schwach negativen Korrelation — zwischen den Intensitäten des männlichen und des weiblichen Blühens der Individuen wird im Folgenden zahlenmässig bewiesen, und statistisch ist die Geschlechtsdivergenz damit auch vollkommen beleuchtet. Physiologisch

liegt die Sache mehr im Dunkeln. Ich werde aus einem später erscheinenden Aufsatze über die Organvariation der Kiefer einige Ergebnisse vorausschicken, welche diesbezüglich von Interesse zu sein scheinen. Die weibliche Blütenbildung steht in engen Beziehungen zur Knospenentwicklung, die männliche dagegen zur Nadelerzeugung. Da die Knospenentwicklung wiederum mit der Nadelproduktion desselben Individuums keine engen korrelativen Beziehungen zeigt, so wird auch die Geschlechtsverteilung auf verschiedene Individuen verschieden ausfallen müssen. Wie die Jahrescharaktere die verschiedenen vegetativen Funktionen der Kiefer und damit die Blütenbildung in verschiedener Weise beeinflussen, so begünstigt auch der innere Zustand der Individuen die eine oder die andere vegetative Tätigkeit und veranlasst somit eine Bevorzugung bald des männlichen, bald des weiblichen Geschlechtes. Es wäre gewiss verfrüht hierbei an spezifische geschlechtliche Unterschiede zwischen den Individuen zu denken.

Um die eben angedeutete „wahre“ Geschlechtsdivergenz durch ein paar Beispiele zu beleuchten, will ich zuerst eine Lokalität anführen, wo von den blühenden Individuen im Jahre 1909 56 nur männlich, 46 zwitterig und 35 nur weiblich blühten. Eingeschlechtlich sind also 91 Individuen der 137 blühenden, oder 66.4 %. Wäre die Korrelation zwischen den Geschlechtern vollkommen und positiv gewesen, so hätten von den 137 Individuen 116 zwitterig blühen müssen und nur 21 oder 15.3 % eingeschlechtlich (männlich). Der Unterschied zwischen der empirisch gefundenen Geschlechtsdivergenz und dem theoretischen Minimum beträgt hier $66.4 \div 15.3 = 51.1$ %. — An einer anderen Lokalität trugen im Jahre 1910 58 Bäume nur männliche, 34 sowohl männliche als weibliche und 1 nur weibliche Blüten. Eingeschlechtlich waren also 63.8 %. Die theoretische Minimalzahl, 59.6 %, weicht hier nur um den sehr geringen Betrag von 4.2 % von dem empirisch gefundenen Wert ab. Die Geschlechtsdivergenz unterliegt also sehr beträchtlichen Schwankungen und dies aus leicht ersichtlichen Gründen. Wenn das Blühen beider Geschlechter stark und demnach weit verbreitet ist, wird die Anzahl der Zwitterindividuen gross und sind auch die Möglichkeiten einer Bildung von eingeschlechtlich blühenden Indi-

viduen eng begrenzt. Bei schwachem Blühen wird (wenn die Summe der prozentischen Mengen von Bäumen mit männlicher und weiblicher Blütenbildung unter 100 sinkt) eine völlige Trennung der Geschlechter unter den Individuen ermöglicht. Eine völlige Trennung wird jedoch nicht eintreten, denn es besteht, wie S. 40 angedeutet wurde, eine derartige positive Korrelation zwischen den Geschlechtern, dass dieselben Bäume gleichzeitig zur Entfaltung beider, wiewohl mit verschiedener Intensität, neigen. Diejenigen Individuen, welche am meisten zur Blütenbildung neigen, werden sodann zwitterig, obwohl unter diesen in der Regel die reichlich männlich blühenden durchschnittlich eine beträchtlich niedrigare, die schwach männlich blühenden eine höhere Intensität des weiblichen Blühens aufweisen. Die Bäume aber, die dem Blühen überhaupt wenig zuneigen, tragen nur Blüten desjenigen Geschlechtes, dessen Tendenz kräftiger ist, männliche oder weibliche. So entstehen die eingeschlechtlichen Individuen. Der Rest ist steril. Auch wenn keine Begrenzung der Möglichkeiten einer vollständigen Trennung der Geschlechter vorhanden ist, d. h. wenn die Summe der männliche und weibliche Blüten tragenden Bäume zwischen 0 und 100 % des Gesamtmaterials schwankt, ist doch eine ganz entsprechende Zunahme der Stärke der Geschlechtsdivergenz zu erwarten, je schwächer das Blühen überhaupt ist, denn um so erheblicher wird relativ genommen die Anzahl solcher Individuen, deren „Reaktionstendenz“ in einem gewissen Jahre zwischen 0 und 1 liegt, und um so kleiner die Anzahl solcher Bäume, die ein zwitteriges Blühen aufzuweisen vermögen. Unter ungünstigen Bedingungen, die das männliche und das weibliche Blühen gleichmässig beeinflussen derart, dass eine Blütenbildung nur mit der Intensität 1 gestattet ist, sollten nur eingeschlechtlich blühende Individuen vorkommen. Denn 1 ist eben die Reaktionsgrenze der Blütetendenz. Ein Individuum, dessen männliche Blütetendenz dominierend, aber nur 1 ist, zeigt eine weibliche Tendenz, die unter 1 liegt, und dieser Baum wird also als rein männlich erscheinen. Die gegebene Darstellung entspricht wohl im grossen ganzen dem tatsächlichen Verhalten, der Vorgang ist aber keineswegs so gesetzmässig, denn der Unterschied zwischen den Geschlechtsten-

denzen der Individuen kann nicht einfach durch einen Gradteil oder überhaupt durch einen bestimmten und konstanten Wert ausgedrückt werden, sondern wechselt selbstverständlich sehr erheblich, ganz wie die vegetativen Funktionen — auf welche die Blütenbildung voraussichtlich zurückzuführen ist — in einem und demselben Baum höchst wechselnd vonstatten gehen. Das schliessliche Ergebnis muss aber doch immer ähnlich ausfallen. Um diese vorgreifende Auseinandersetzung einigermassen zu rechtfertigen, will ich sie mit einigen Beispielen illustrieren. Zu diesem Zweck werde ich einige Fälle zusammenstellen, in denen das männliche und das weibliche Blühen eine fast gleiche Verbreitung zeigen, und dieselben nach abnehmender Stärke der Blütenbildung in drei Gruppen einordnen:

Individuenzahl	% d. Ind. mit		Blühende Individuen						
							% Eingeschlechtl. blühend		
	♂-Blüten	♀-Blüten	Anzahl	% ♂-Indiv.	% ♀-Indiv.	% ♀-Indiv.	Theoret. Minimal-wert	Empirisch gefunden	Differenz
201	92.5	85.1	198	13.6	80.3	6.1	7.6 ± 1.9	19.7 ± 2.8	12.1 ± 3.4
396	48.2	39.4	257	39.3	35.0	25.7	13.6 ± 2.1	65.0 ± 3.0	51.4 ± 3.7
471	10.4	11.5	100	46.0	3.0	51.0	5.0 ± 2.2	97.0 ± 1.7	92.0 ± 2.8

Trotz der geringen Variantenzahl tritt in der letzten Kolumne die *starke Steigerung der Geschlechtsdivergenz bei der Abnahme des Blütenreichtums* schön hervor.

Es konnten oben nur sehr wenige Lokalitäten berücksichtigt werden, da die meisten eine äusserst ungleichmässige Verbreitung der beiden Geschlechter zeigten und darum nicht mitgenommen wurden. Es ist nämlich klar, *dass* auch *die* „wahre", wie oben bestimmte, *Geschlechtsdivergenz um so kleiner werden muss, je mehr das eine Geschlecht das Übergewicht erlangt.* Denn das durch den Jahrescharakter oder den vegetativen Zustand des Materials (z. B. das Alter) weniger begünstigte Geschlecht kommt dann vorzugsweise bei denjenigen Individuen vor, die das Blühen überhaupt am meisten fördern, und nur

bei einzelnen Individuen, bei welchen ein besonders grosser Unterschied zwischen den Geschlechtstendenzen besteht, wird dieses Geschlecht allein zur Entwicklung gelangen. Um dies zu zeigen, genügt es die folgenden zwei Kombinationen, die eine mit stark überwiegend männlichem, die andere mit überwiegend weiblichem Blühen, mit den obigen Angaben zu vergleichen.

Individuenzahl	% d. Ind. mit ♂-Blüten	% d. Ind. mit ♀-Blüten	Blühende Individuen: Anzahl	% ♂-Indiv.	% ♀-Indiv.	% ♀+-Indiv.	% Eingeschlechtl. blühend: Theoret. Minimalwert	Empirisch gefunden	Differenz
287	15.0	47.1	155	12.9	14.8	72.3	59.4 ± 4.0	85.2 ± 2.9	25.8 ± 4.8
155	45.2	14.8	81	71.6	14.8	13.6	58.0 ± 5.5	85.2 ± 3.9	27.2 ± 6.8

Der Auszug wurde so ausgeführt, dass die Prozentzahl des vorherrschenden Geschlechtes etwa der mittleren Gruppe der früheren Tabelle entspricht (45—50 %), was auch sehr annähernd der Fall ist. Die kleineren Prozentzahlen sind für die beiden Kombinationen etwa ganz die gleichen. Das Resultat stimmt für beide Fälle schön überein; dass die Werte nahezu ganz gleich ausgefallen sind, halte ich jedoch mehr für einen Zufall als für ein Anzeichen einer sehr hohen Stabilität in dem Verhalten, denn die Individuenzahl ist doch zu gering, als dass man aus dieser Stabilität Schlüsse ziehen könnte. Jedenfalls bestätigen die Angaben vollkommen die früher gemachte Annahme.

Oben ist der, wie ich ihn nennen möchte, „quantitative" Ausdruck der Geschlechtsdivergenz behandelt worden, und dabei ist eine Unterscheidung getroffen worden zwischen der tatsächlichen, z. T. durch äussere Einflüsse zustande gekommenen Geschlechtsdivergenz und der „wahren", die als Folge des „inneren Zustandes" der Individuen bezüglich des Verhältnisses der geschlechtlichen „Tendenzen" zu einander betrachtet wurde. Den „qualitativen" Schwankungen, welche

sich auf das Verhalten der Geschlechter zu einander beziehen, kann man ganz entsprechend durch das prozentische Verhältnis zwischen der Anzahl rein männlich blühender Individuen und der Summe der eingeschlechtlichen veranschaulichen. Bei 100 % sind also unter den eingeschlechtlichen Bäumen nur männlich blühende zu finden, bei 0 % nur rein weiblich blühende und bei 50 % sind die Geschlechter im Gleichgewicht. Dieser Koeffizient ist geeignet die jährlichen Schwankungen der Geschlechtsverteilung in einem einheitlichen Material, sowie die Einflüsse des vegetativen Zustandes des Materials (Alter, Zuwuchs) und der Standortsbedingungen auf die Geschlechter in einem und demselben Jahre zu zeigen. Die letztgenannten Umstände werden später besprochen werden; betreffs der Jahresverschiedenheiten mögen (aus der Tabelle S. 45) nur die Koeffizienten für die jungen und die alten Kiefern in den Jahren 1911—1909 berechnet werden, da diese Jahre drei Fälle vertreten, wo die Geschlechter etwa gleichmässig, aber in jedem der Fälle mit sehr verschiedener Stärke, von dem Jahrescharakter influiert worden sind.

% ♂-blühend unter d. eingeschlechtl. Individuen		
Jahr	Alte Kiefern	Junge Kiefern
1911	100.0 %	0.0 %
1910	94.7 %	31.3 %
1909	61.7 %	51.0 %

Die alten und die jungen Kiefern verhalten sich, wie schon öfters hervorgehoben, grundverschieden, indem bei Abnahme des Blühens die ersteren die weibliche, die letzteren die männliche Blütenbildung stärker einbüssen, und in einem besonders ungünstigen Blütejahre wie 1911 sind die Koeffizienten zu ihren äussersten, aber entgegengesetzten Grenzen gelangt. Im Jahre 1906, wo die weibliche Blütenbildung mit viel höherer Intensität als die männliche erfolgte, sinkt der Koeffizient bei den oben erwähnten 86 alten Kiefern auf 22.7 %, was wohl ziemlich befriedigend das Übergewicht des weiblichen Geschlechtes in dem

besprochenen Jahre wiedergibt. Sonst scheint das männliche Geschlecht bei den alten Kiefern unter allen Verhältnissen in der Regel zu dominieren, und der Koeffizient sinkt nur ausnahmsweise unter 50 %. Bei jungen Kiefern wurde dagegen im Jahre 1909 nur an ein paar Lokalitäten ein höherer Koeffizient als 50 % erzielt.

Abgesehen von dem Auftreten in einem gewissen Jahre oder längere Zeiten hindurch nur eingeschlechtlich blühender Bäume gibt es auch unter den zwitterigen eine Art Geschlechtsdivergenz, indem, wie schon einige Autoren bemerkt haben [1]), an einigen Individuen das eine oder das andere Geschlecht im Übergewicht erscheint. Sylvén (l. c., S. 82) hat auch, um die annähernde Prozentzahl typisch zwitteriger Individuen mit überwiegendem männlichen und überwiegendem weibliche Blühen herauszubekommen, 100 ältere (wahrscheinlich freistehende) Bäume diesbezüglich untersucht, aber sonst sind mir keine Untersuchungen bekannt, welche diese Erscheinung statistisch beleuchten. Die Geschlechtsdivergenz unter den Zwitterindividuen findet ihre Erklärung in ganz denselben Erscheinungen wie die völlige Trennung der Geschlechter; es handelt sich auch um ganz dasselbe Phänomen.

Die Geschlechtsdivergenz unter den zwitterblühenden Bäumen muss irgendwie in Beziehung zum Verhältnis der Intensitäten des männlichen und weiblichen Blühens gestellt werden können. Da nachgewiesen worden ist, dass je nach dem Jahreseinfluss, dem vegetativen Zustand des Materials und den Standortsbedingungen bald das eine, bald das andere Geschlecht sich viel reichlicher entfaltet, ist es auch einleuchtend, dass weder die relative Menge von Individuen mit einseitig erscheinender Geschlechtstendenz noch das Verhältnis der Anzahl der Bäume mit überwiegend männlichem Blühen zu denjenigen mit überwiegend weiblichem, konstant sein kann, wie der zitierte Verfasser zu meinen scheint. Je intensiver das Blühen des

[1]) Hartig, Th. (Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands) gibt an, dass Kiefern, die vorwiegend männlich und solche, die vorwiegend weiblich blühen, häufig sind.

Sylvén, N. Om könsfördelningen hos tallen.

einen Geschlechtes im Vergleich zu dem des anderen wird, einen um so höheren Wert wird wohl auch die Geschlechtsdivergenz, sowohl quantitativ als qualitativ, erhalten. Da der Korrelationskoeffizient für das Verhältnis der Intensitäten des männlichen und weiblichen Blühens auf denselben Individuen nur wenig von Null abweicht (siehe „Korrelative Erscheinungen"), bin ich in der Lage auf Grund der theoretischen Betrachtungen eine ganz einfache generelle Regel dafür aufzustellen, wie sich die Ausdrücke für die fragliche Geschlechtsdivergenz von den mittleren Intensitäten des männlichen und weiblichen Blühens ableiten lassen.

Was hier unter dem Worte „überwiegend" zu verstehen ist, muss erst klargelegt werden. Ich bezeichne ein Individuum, bei dem die Abweichung in der Intensität zwischen dem männlichen und dem weiblichen Blühen wenigstens zwei Grade der von mir angewandten Einteilung ausmacht, als in Bezug auf die Geschlechtstendenzen nicht im Gleichgewicht befindlich. Wo das männliche Blühen z. B. zu 3 veranschlagt wird und die weibliche Blütenmenge desselben Baumes zu 2, 3 oder 4 geschätzt wurde, besteht ein relatives Gleichgewicht; wäre die Intensität des weiblichen Blühens durch 1 auszudrücken, so ist das Individuum überwiegend männlich, wäre dieselbe zu 5 bestimmt, so ist es überwiegend weiblich. Ich glaube, dass die Ungleichmässigkeiten in der Schätzung auf diese Weise einigermassen ausgeglichen werden, und dass das Ergebnis durch dieses Verfahren zuverlässiger wird; auch scheint es mir, als entspreche diese Begrenzung dem, was im allgemeinem Sprachgebrauch unter „überwiegend" verstanden wird.

Um Einfachheit in der Darstellung zu erzielen, bezeichne ich ein Individuum, bei dem das männliche Blühen das Übergewicht hat, mit m, eines, bei dem das weibliche Geschlecht vorherrscht, mit w, und eines, bei dem die Reaktionen annähernd im Gleichgewicht stehen, mit mw.

Man denke sich nun 25 zwitterig blühende Kiefern, bei denen die beiden Geschlechter eine mittlere Intensität des Blühens = 3 aufweisen und wo die Varianten gleichmässig auf alle Intensitätsklassen verteilt sind, was mit Rücksicht auf die erhebliche Variabilität des Blühens nicht als sehr unberechtigt erscheint. Weiter stelle man sich,

in recht engem Anschluss an die später ermittelten Korrelationsbestimmungen, vor, dass keinerlei Beziehungen zwischen den Geschlechtern zum Ausdruck kommen; jede Intensität des Blühens des einen Geschlechtes würde dann mit allen Intensitäten des anderen kombiniert werden. Das Blühen der 25 Individuen könnte sodann folgenderweise zu einem Schema geordnet werden, in dem für jedes der Individuen die Richtung der Geschlechtsdivergenz angegeben ist (m, mw, w):

		Intensität d. männl. Blühens					Summe
		1	2	3	4	5	
Intensität d. weibl. Blühens	1	mw	mw	m	m	m	5
	2	mw	mw	mw	m	m	5
	3	w	mw	mw	mw	m	5
	4	w	w	mw	mw	mw	5
	5	w	w	w	mw	mw	5
Anzahl Indiv.	mw	2	3	3	3	2	13
	m	0	0	1	2	3	6
	w	3	2	1	0	0	6
Summe		5	5	5	5	5	25

Hieraus lässt sich ein Koeffizient $\frac{m+w}{m+mw+w} = 48{,}0\,\%$ berechnen; der Ausdruck $\frac{m}{m+w}$ muss immer $50\,\%$ betragen, wo die Intensitäten des männlichen und des weiblichen Blühens gleich sind. Ganz entsprechend werden die Werte für andere Kombinationen der mittleren Intensitäten des Blühens erhalten. Hat man Bi ♂ = Bi ♀ = 4, so benutzt man die Klassen 3—5 der beiden Reihen und erhält $\frac{m+w}{m+mw+w} = \frac{2}{9} = 22{,}2\,\%$. Denselben Wert ergibt die Kombination Bi ♂ = Bi ♀ = 2. Bei Bi ♂ = 4 und Bi ♀ = 3 nimmt man die Klassen 3—5 der männlichen Reihe und die Klassen 1—5 der weiblichen u. s. f. Die Geschlechtsdivergenz bei den zwitterigen Bäumen nimmt, wie schon

bei blossem Nachdenken klar wird (die Kombinationen Bi ♂ = Bi ♀ = 1 und Bi ♂ = Bi ♀ = 5 ergeben für die Geschlechtsdivergenz beide 0), um so mehr ab, je mehr die korrespondierenden Intensitäten von der Mitte (3) nach den beiden Seiten rücken.

Es erübrigt noch nachzusehen, wie die Theorie und die Praxis mit einander übereinstimmen.

Wenn alle sterilen und eingeschlechtlich blühenden Individuen ausser acht gelassen werden, bleibt nur noch eine sehr beschränkte Anzahl von Lokalitätsangaben übrig, wo sich Zwitterindividuen in der für die Berechnung zureichenden Menge vorfinden. Unter diesen Lokalitäten wieder zeigen kaum zwei ganz übereinstimmende mittlere Intensitäten des männlichen und weiblichen Blühens. Ich begnüge mich daher mit einigen Zusammenstellungen solcher Lokalitätsangaben, wo die Bi ♂ und Bi ♀ nur leidlich gute Übereinstimmung zeigen. Die Gruppe I (siehe die Tabelle!) repräsentiert am nächsten das Verhalten der alten, II das der jungen Kiefern im Jahre 1910. Die in III vereinigten Angaben beziehen sich hauptsächlich auf alte, die in IV zusammengestellten auf junge Bestände im Jahre 1909. In der Gruppe V sind die Angaben für einen jungen und einen alten Bestand (Blühen 1909) vereinigt, wo die männliche Blütenbildung sehr kräftig war, die weibliche aber weit schwächer. Neben den empirisch gefundenen Koeffizienten werden die aus dem obigen Schema berechneten Werte von $^0/_0 \frac{m+w}{m+mw+w}$ und $^0/_0 \frac{m}{m+w}$ mitgeteilt.

Gruppe N:o	Mittl. Intensität des Blühens in den Gruppen		Zwitterindividuen				$^0/_0 \frac{m+w}{m+mw+w}$		$^0/_0 \frac{m}{m+w}$	
			Anzahl	Prozent			Berechnet	Empirisch gefunden	Berechnet	Empirisch gefunden
	♂	♀		m	mw	w				
I	3.74	1.43	138	73.9	23.9	2.2	72.2	76.1 ± 3.6	100.0	97.1 ± 1.4
II	2.52	1.29	63	47.6	49.2	3.2	41.0	50.8 ± 6.3	100.0	93.8 ± 3.0
III	4.20	3.15	188	41.0	50.5	8.5	44.3	49.5 ± 3.6	88.9	82.8 ± 2.8
IV	3.30	2.00	127	50.4	40.2	9.4	48.5	59.8 ± 4.3	93.7	84.2 ± 3.2
V	4.24	2.29	78	61.5	34.6	3.9	62.8	65.4 ± 5.4	100.0	94.1 ± 2.7

Die empirisch gefundenen Werte stimmen mit den theoretisch berechneten so gut überein, wie es nach der primitiven Berechnungsmethode und wegen des geringen Umfangs des Materials überhaupt erwartet werden konnte. Da auch die übrigen Lokalitäten, die hier nicht berücksichtigt wurden, sich ganz entsprechend verhielten, so *kann die Wahrscheinlichkeit der sehr gesetzmässigen Beziehungen zwischen den mittleren Intensitäten des Blühens eines Bestandes und der Geschlechtsdivergenz bei den Zwitterindividuen nicht geleugnet werden.*

Die berechneten Werte von $^0/_0 \frac{m+w}{m+mw+w}$ sind durchgehends — dies war auch in den nicht mitgeteilten Ergebnissen bei den übrigen Lokalitäten der Fall — kleiner als die empirisch gefundenen. Dies war auch zu erwarten, denn bei der Berechnung wurde keine Rücksicht genommen auf die aller Wahrscheinlichkeit nach tatsächlich vorhandene negative Korrelation in Bezug auf die Intensitäten des männlichen und des weiblichen Blühens derselben Individuen. Die Koeffizient $^0/_0 \frac{m}{m+w}$ wurde bei der Berechnung immer höher als der empirisch gefundene.

Die Grösse des Koeffizienten $^0/_0 \frac{m+w}{m+mw+w}$ wechselt also ganz abhängig von den mittleren Intensitäten des Blühens des Bestandes, hält sich aber bei den freistehenden Bäumen meistens zwischen 50 und $60^0/_0$. Der kleinste von mir beobachtete Wert war $42.3^0/_0$; über $60^0/_0$ stieg der Koeffizient nur ganz ansnahmsweise. Das Vorkommen von zwitterblühenden Bäumen mit der männlichen oder der weiblichen Geschlechtstendenz in ausgesprochenem Übergewicht ist also in den besprochenen Gegenden sehr beträchtlich; dass hierin jedoch nichts speziell für die lappländischen Wälder Eigentümliches zu erblicken ist, wird unten noch dargelegt werden.

Der Koeffizient $^0/_0 \frac{m}{m+w}$ gibt durchgehends ein sehr starkes Übergewicht des männlichen Blühens an. Es ist auch schon hervorgehoben worden, dass die Intensität des männlichen Blühens, so wie sie okulär geschätzt ist, fast immer höher ist als diejenige des weiblichen

Blühens an denselben Lokalitäten; bei gleicher Verbreitung des männlichen und des weiblichen Blühens unter den Individuen zeigt jenes immer die höhere Intensität. Auch im Jahre 1906, wo bei den früher erwähnten 86 alten Kiefern die rein männlich blühenden nur $22.7\,^0/_0$ der Gesamtzahl der eingeschlechtlichen ausmachten, war die mittlere Intensität des männlichen Blühens höher als die des weiblichen, und unter den zwitterblühenden Bäumen betrug der Koeffizient $\frac{m}{m+w}$ $57.1\,^0/_0$, der kleinste Wert, der von mir beobachtet ist. In dem von Sylvén (l. c., S. 82) untersuchten Bestande würde sich $\frac{m+w}{m+mw+w} = 44.9\,^0/_0$ und $\frac{m}{m+w} = 60.0\,^0/_0$ ergeben; da der genannte Verfasser aber sein Schätzungsverfahren nicht beschreibt, ist auch jede Beurteilung der Ergebnisse unmöglich. Jedenfalls beweisen auch die Untersuchungen des Blühens der Typenzweige unzweideutig, dass die männliche Blütenbildung, nicht nur nach dem Augenmass, sondern auch absolut, in der Regel viel intensiver als die weibliche ist[1]). Die Anzahl der Individuen, bei denen das weibliche Blühen dominiert, erscheint in der Tabelle als ziemlich konstant und ist überhaupt sehr gering. Die Schwankungen im Verhalten der Geschlechter zu einander scheinen bei den zwitterigen Kiefern hauptsächlich nur in den Verschiebungen zwischen den Gruppen m und mw einen Ausdruck zu finden.

Zum Charakterisieren der quantitativen und qualitativen Äusserungen der Geschlechtsdivergenz sind vier Koeffizienten benutzt worden: $^0/_0 \frac{♂+♀}{♂+☿+♀}$, d. h. das prozentische Verhältnis zwischen der Zahl der eingeschlechtlichen und der aller blühenden Individuen des Bestandes; $^0/_0 \frac{♂}{♂+♀}$, d. h. das Mengenverhältnis der rein männlich blühenden

[1]) Örtenblad, Th. (Anteckningar om trädens biologi, S. 42) erwähnt, dass die männlichen Blüten bei vielen Holzarten, wie bei der Kiefer und der Fichte, regelmässig reichlicher auftreten als die weiblichen Blüten. Männliche Blüten sollen (nach Kirchner, Loew und Schröter, Die Coniferen und Gnetaceen Mitteleuropas, S. 171) auch bei *Larix decidua* immer in viel grösserer Anzahl vorhanden sein als weibliche.

Bäume zur Summe der eingeschlechtlichen; $^0/_0 \frac{m+w}{m+mw+w}$, d. h. die prozentische Relation zwischen der Anzahl zwitteriger Bäume mit ausgesprochener Geschlechtstendenz und der aller Zwitterindividuen; $^0/_0 \frac{m}{m+w}$, d. h. das Verhältnis der vorwiegend männlich blühenden Individuen zur Summe aller Zwitterindividuen mit einseitig erscheinender Geschlechtstendenz.

Indem wir die qualitativen Erscheinungen beiseite lassen, mag nur hervorgehoben werden, dass sich die Ausdrücke $^0/_0 \frac{♂+♀}{♂+☿+♀}$ und $^0{}_0 \frac{m+w}{m+mw+w}$ nicht entsprechend verändern. Wo der erstere schon 0 wird, zeigt der andere noch eine ganz ausgesprochene sexuelle Divergenz unter den dann nur zwitterigen Bäumen. Die Anzahl der eingeschlechtlich blühenden Individuen steigt immer mit der Abschwächung des Blühens und der davon abhängigen geringeren Verbreitung der beiden Geschlechter unter den Individuen. Der Koeffizient $\frac{m+w}{m+mw+w}$ weist jedoch bei mittelmässig starkem Blühen der beiden Geschlechter den höchsten Wert auf und sinkt sowohl bei gesteigerter wie bei herabgesetzter Blütenbildung. Das letztgenannte Verhalten findet wohl seine Erklärung darin, dass das menschliche Auge bei sehr geringer wie auch bei stark gesteigerter Intensität der Reaktion die Unterschiede nicht mehr auffassen und klassifizieren kann, es ist mit anderen Worten eine Folge der Gradierungsmethode der Blüteerscheinungen. Bei 5 („sehr reichlichem" Vorkommen) liegt die Grenze, wo die Intensitäten des weiblichen und des männlichen Blühens nach der subjektiven Schätzung einander gleich kommen und wo der Koeffizient Null wird, obwohl auch hier noch durch feinere Analyse nach einer geeigneten Methode ohne Zweifel eine statistisch ausdrückbare erhebliche Geschlechtsdivergenz nachgewiesen werden könnte. Bei kräftigem Blühen wird jedenfalls der ersterwähnte Koeffizient eine tatsächlich, der andere wenigstens eine augenscheinlich starke Reduktion erfahren.

Dies anzuerkennen wird sich für das Verständnis der Schwankungen der Geschlechtsdivergenz als nicht belanglos herausstellen.

Die Geschlechtsdivergenz ist, qualitativ wie quantitativ, sowohl nach den Jahrgangsverschiedenheiten wie auch nach anderen, äusseren (Standortsverhältnissen) und inneren (Alter) Bedingungen einem erheblichen Wechsel unterworfen. Diese Schwankungen der Geschlechtsdivergenz können jedoch, wie gezeigt worden ist, in ganz einfache Beziehungen zu den Erscheinungen in der Blütenbildung überhaupt (Reichlichkeit des Blühens der beiden Geschlechter) gesetzt werden. Die Geschlechtsdivergenz trägt sonst nichts Spezifisches an sich, als dass sie ein Ausdruck der in dem Folgenden dargelegten korrelativen Relationen zwischen den Geschlechtern, bei einer erheblichen Variation der Intensität des Blühens der einzelnen Geschlechter für sich, ist. Wenn nur die „Tendenzen" betrachtet werden und von dem Gegensatz zwischen Blühen und Sterilität abgesehen wird, so tritt uns das Phänomen ganz einheitlich entgegen. Zwischen Sterilität und Blühen existiert ja eigentlich kein anderer Unterschied als eine gradweise Intensitätsdifferenz. Ein eingeschlechtliches Individuum bietet kaum mehr von Interesse als ein Individuum, bei dem die Differenz zwischen den Intensitäten des männlichen und des weiblichen Blühens durch den Grad 1—5 ausgedrückt werden kann. Um einen sichtbaren Ausdruck zu gewinnen, darf eine gewisse Maximalgrenze der Intensität des Blühens nicht überschritten werden, dann aber tritt die Geschlechtsdivergenz, mit der oben angedeuteten Einschränkung für den Koeffizienten $\frac{m+w}{m+mw+w}$, um so stärker hervor, je ungünstiger sich die Blütenbedingungen, nach den Reaktionen beurteilt, verhalten. Es fragt sich nun, ob in der augenfälligen Geschlechtsdivergenz bei der lappländischen Kiefer eine für diese spezifische Rasseneigentümlichkeit zu erblicken ist. Die Erfahrungen deuten in die entgegengesetzte Richtung. Denn aus der obigen Darstellung ging deutlich hervor, *dass die Geschlechtsdivergenz unter günstigen Blütebedingungen abgeschwächt werden muss.* Die Frage reduziert sich darauf, ob die Blütenbildung der Kiefer in südlichen Gegenden überhaupt eine reichlichere ist. Ist dies der Fall, so wird die

Geschlechtsdivergenz auch als weniger ausgeprägt erscheinen, und wo auch dort die Blütebedingungen an einzelnen Standorten oder in gewissen Jahren ungünstig sind, ist eine Annäherung an die lappländischen Verhältnisse zu erwarten.

VI. Die Individualität in der Blütenbildung.

Da die Kenntnis der individuellen Erscheinungen in der Blütenbildung der Kiefer für das wahre Verständnis der jährlichen Periodizität des Blühens von Bedeutung ist, mögen sie kurz erwähnt werden.

Was erstens das männliche Blühen betrifft, kommen die jährlichen Schwankungen bei jungen (I) und verschieden alten (60—150-jährigen) Kiefern (II) in den S. 15 ausgerechneten Vergleichungszahlen zum Ausdruck:

Gruppe	1910	1909	1908	1907	1906
I.	10.1	100.0	4.2	16.5	5.6
II.	56.8	100.0	31.7	35.6	27.5

Die schon mehrmals angedeutete individuelle Variation in der Blütenbildung ist hier nicht so zu verstehen, als ob die Blütetendenz zwar schwächer bei dem einen, kräftiger bei dem anderen Individuum, bei jedem aber in längeren Zeiträumen annäherungsweise konstant wäre [1]) derart, dass die verschiedenen Jahrgänge an den einzelnen Bäumen immer den oben gezeigten Proportionen in der Blütenerzeugung folgten. S. 33—34 wurde beispielsweise nachgewiesen, dass ein so ideales Verhalten gar nicht immer besteht. Es ist aber tatsächlich so, dass solche

[1]) Einer derartigen Auffassung scheint Th. Örtenblad zuzuneigen, wenn er (Anteckningar om trädens biologi, S. 42) sagt: „Blomningens styrka är hos trädarterna mycket individuell. Man träffar under likadana yttre förhållanden blomlösa, svagt och rikt blommande träd. I många fall hafva dessa förhållanden för samma träd varit ganska konstanta under flera på hvarandra följande år."

Individuen sogar äusserst selten sind, welche die Jahrgangsverschiedenheiten, wie sie im Grossen hervortreten, auch nur annäherungsweise genau abspiegeln. Ein grosser Teil der Bäume zeigt in jedem einzelnen Jahre eine erstaunliche Unabhängigkeit von seinem früheren Verhalten, und andere Individuen wieder zeigen derart ihre relative Unabhängigkeit von den Jahreseinflüssen, dass sie, auf Grund einer eigentümlichen individuellen Disposition, jahrein jahraus entweder überreichlich männliche Blüten oder auch überhaupt keine Blüten tragen. Jedenfalls muss man den individuellen Dispositionen einen bedeutenden Einfluss auf die Blütenbildung zuteilen, und die periodischen Erscheinungen der Blütenbildung werden auch bei den einzelnen Individuen wegen derselben einer erheblichen Variation unterworfen sein. Um die diesbezüglichen Unregelmässigkeiten irgendwie zu beleuchten, werden unten die Intensitäten des männlichen Blühens in den Jahrgängen 1910 -06 bei 60 Kiefern als Stichprobe mitgeteilt (S. 62).

Die erste Gruppe zeigt, wie ein Baum ganz plötzlich auch in sehr ungünstigen Blütejahren (1907, 1908) eine intensive männliche Blütenbildung entfalten kann, welche dann kürzere oder längere Zeit hindurch nahezu unbeeinflusst von den jährlichen Schwankungen der Blütebedingungen andauert und vielleicht zur Bildung eines *Equisetiformis*-Individuums Anlass gibt, von dem man nicht mehr wissen kann, wann die überaus reichliche Blütenproduktion begonnen hat, und auch nicht voraussagen kann, wann sie enden wird. Im guten Blütejahre 1909 trat öfters eine reichliche männliche Blütenbildung auf, die sich in dem folgenden ungünstigen Jahre 1910 ungeschwächt erhielt oder sogar noch zunahm. Die eminente Wirkung der individuellen Disposition zeigt sich aber insbesondere darin, dass mehrere Individuen, die in den vorausgegangenen Jahren, auch im Jahre 1909, keine oder nur einzelne männliche Blüten hervorgebracht hatten, ein spontanes kräftiges Einsetzen dieses Blühens im Jahre 1910 aufweisen.

In der zweiten Gruppe verdient das Individuum N:o 26 ganz besondere Aufmerksamkeit, da das männliche Blühen im Jahre 1906 hier entschieden, auch in Bezug auf die Entwicklung der Blütenquirle, dominierte; in den übrigen Fällen, wo für das genannte Jahr hohe

Baum N:o	♂-Blühen 1910	1909	1908	1907	1906	Baum N:o	♂-Blühen 1910	1909	1908	1907	1906
Gruppe I.											
1	5	5	5	5	5	31	5	5	0	0	5
2	5	5	5	2	2	32	4	4	1	1	4
3	5	5	5	4	0	33	5	5	1	1	5
4	5	5	3	3	3	34	3	5	2	2	5
5	5	5	5	1	1	35	4	1	3	3	4
6	5	5	4	2	1	36	4	4	3	3	4
7	4	4	4	4	1	37	5	5	1	5	5
8	4	4	3	3	3						
9	5	5	4	1	1	Gruppe III.					
10	5	5	4	1	0	38	1	5	3	3	3
11	5	4	3	1	1	39	3	4	3	2	3
12	5	4	4	0	0	40	3	5	2	1	3
13	5	5	1	0	0	41	5	4	1	1	3
14	4	4	3	0	0	42	4	4	1	5	1
15	5	5	0	0	0	43	5	5	1	3	1
16	5	4	0	0	0	44	0	4	3	2	0
17	4	3	1	0	0	45	4	4	0	2	0
18	4	4	0	0	0	46	2	5	0	1	0
19	4	3	0	0	0	47	5	5	0	1	2
20	3	3	0	0	0	48	5	5	0	1	1
21	5	1	0	0	0	49	5	5	0	0	1
22	3	1	0	0	0	50	4	5	1	0	1
23	4	0	0	0	0	51	3	4	0	1	1
24	1	1	0	0	0	52	3	5	0	0	1
						53	1	5	1	1	1
Gruppe II.						54	1	4	1	1	1
25	1	1	0	0	1	55	0	4	1	0	0
26	1	1	1	1	5	56	2	5	0	0	0
27	3	0	0	0	3	57	1	4	0	0	0
28	0	3	0	0	5	58	1	2	0	0	0
29	2	4	0	0	4	59	0	5	0	0	0
30	4	5	0	0	5	60	0	1	0	0	0

Intensitäten des männlichen Blühens angegeben sind, war wohl die Verbreitung der Blüten unter den Trieben gross, aber die Quirle waren nur dürftig entwickelt. Die Gruppe zeichnet sich sonst hauptsächlich dadurch aus, dass die Intensität des Blühens im Jahre 1906 hoch ist, während in den nachfolgenden, durchschnittlich etwas günstigeren Jahren 1907 und 1908 eine Unterbrechung oder eine Herabsetzung des

Blühens eintritt, um in den Jahren 1909 und 1910 wieder zu kulminieren. Das nicht seltene Vorkommen von Individuen, welche im Jahre 1906 reichlich männlich blühten, bietet gewisse Vergleichspunkte mit dem Jahre 1910, wo die älteren Bäume ebenso oft sehr reichlich blütentragend waren. Es ist ja nicht ausgeschlossen, dass ein vorzügliches männliches Blütejahr (wie 1905 und 1909) auf Grund innerer korrelativer Beziehungen von einem „Nachblühen" in dem folgenden Jahre begleitet ist. Das Nachblühen wird sich vorzugsweise bei den alten Kiefern zeigen, die der männlichen Blütenbildung überhaupt sehr zuneigen. Das Verhalten der Bäume N:o 32—37 zeigt einen Übergang zum *Equisetiformis*-Typus, und man kann hierin, wenn man so will, vorläufig eine durch die Individualität der Individuen bedingte Steigerung der Nachwirkung auch in den späteren Jahrgängen erblicken. N:o 35 und 37 sind besonders geeignet die plötzliche, nur ein einziges Jahr andauernde Unterbrechung des diesen Individuen sonst zukommenden reichlichen Blühens zu zeigen; bei N:o 35 tritt die Depression gerade in dem allergünstigsten der fünf Jahrgänge auf.

Die Gruppe III beleuchtet die Schwankungen der männlichen Blütenbildung besonders der jungen Kiefern, bei denen das Blühen 1910—1906 öfters nahezu ausschliesslich auf das ausgesprochenste Blütejahr 1909 beschränkt ist. Die Unregelmässigkeiten erheischen hier kaum eine Erörterung; N:o 42, wo das Blühen im Jahre 1907 entschieden überwiegt, mag indes besonders erwähnt werden.

Von den individuellen Erscheinungen, welche die Beurteilung der jährlichen Schwankungen des männlichen Blühens stark beeinträchtigen, ist wohl das allgemeine Vorkommen des *Equisetiformis*-Typus unter den älteren Bäumen die einzige, welche einige Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat. Nichts ist bezüglich des Verhaltens dieser Individuen kritisch dargelegt. Sie werden als Individuen bezeichnet [1]), welche der Fähigkeit des weiblichen Blühens ganz entbehren und dieselbe nie besessen oder längst eingebüsst haben und welche dann das ganze Leben hindurch männlich blühen werden. Obgleich diese Annahmen,

[1]) Sylvén, l. c.

als nicht bewiesen, ohne weiteres angezweifelt werden müssen, besteht doch einige Unsicherheit darüber, ob und wie die Erscheinung durch eine konstante Veränderung ausgelöst werden kann. Einen derart abrupten Abschluss einer Periode intensiven männlichen Blühens, wie der Anfang derselben in der Gruppe I oben erscheint, habe ich nur einmal beobachtet. Wenn also auch die unmittelbare Beobachtung keine Stütze für die Beantwortung der Frage bietet, können auf indirektem Wege doch bezüglich des wahren Verhaltens einige fragmentarische Andeutungen abgeleitet werden. Diejenigen Bäume, welche von den Jahren 1907 und 1908 an und bis 1910, also in den letzten 4 3 Jahren, jährlich sehr reichlich männliche Blüten produziert haben, vertreten schon durch ihren Habitus den *Equisetiformis*-Typus und werden nach ein paar Jahren, wenn über die frühere Blütenbildung nichts mehr gesagt werden kann, entschieden zu diesem Typus gerechnet werden. Sie müssen darum unzweifelhaft als *Equisetiformis*-Individuen im Entstehungszustand bezeichnet werden. Unter 81 männlich blühenden Kiefern wurden 3 gefunden, die in den Jahren 1907—1910 alljährlich massenhaft Blüten produziert hatten, und 7, die vom Jahre 1908 an die *Equisetiformis*-Bildung begonnen hatten. In dem ungünstigen Blütejahre 1910 wiesen 5 Individuen, welche früher nur spärlich geblüht hatten, eine Intensität des männlichen Blühens auf, die zu 5 veranschlagt wurde; voraussichtlich entwickeln sich wenigstens einige dieser Bäume zu *Equisetiformis*-Individuen, ganz entsprechend den übrigen Fällen, wo eine Blütenbildung, die in einem ungünstigen Jahre plötzlich kräftig einsetzt, sich viele Jahre hindurch erhält. Von den 81 Kiefern gehörten 11 schon früher dem *Equisetiformis*-Typus an. Angenommen, dass die *Equisetiformis*-Bildung unter den übrigen jährlich bei 5 Individuen beginnt, würde es nur noch 14 Jahre dauern, bis alle Individuen dem besprochenen Typus angehören. Dieses Beispiel liefert ja keinen Beweis, ich stelle mir aber vor, dass durch eine ähnliche Berechnung bald gefunden werden könnte, dass ein Rückschlag in weniger intensive Formen des männlichen Blühens, wenigstens bei einem grossen Teil der *Equisetiformis*-Individuen, eintreten muss. Alte Kiefern, die auch keine Spuren einer weiblichen Blütenbildung mehr

aufweisen, leisten wohl dem Rückschlag den zähesten Widerstand. Ich habe aber in einzelnen Fällen das Einbüssen des männlichen und das Wiedererscheinen des weiblichen Blühens an solchen quirlnadeligen Individuen beobachtet, die seit langem keine Zapfen trugen.

Nach dem Gesagten sind also viele Umstände vorhanden, welche die Beurteilung der durch den Jahreseinfluss für sich bewirkten Schwankungen der männlichen Blütenbildung beeinträchtigen. Erstens fand bei den *Equisetiformis*-Individuen ein zähes Andauern des männlichen Blühens auch in ungünstigen Jahrgängen statt. Dazu kommen vielleicht „Nachblüteerscheinungen", und weiter spielen ganz unregelmässige individuelle Schwankungen in der Intensität des Blühens eine sehr bedeutende Rolle.

Die weibliche Blütenbildung zeigt die störenden Einflüsse der individuellen Variation weit weniger ausgeprägt, obwohl auch hier Unregelmässigkeiten allgemein hervortreten. Nur bei einzelnen Individuen findet man in den armen Blütejahren eine kräftigere Blütenbildung als in den reichen. Der Hauptsache nach sind nur die Mengenverhältnisse der in den verschiedenen Jahren entwickelten Blüten einer Variation unterworfen; so z. B. kommt es recht allgemein vor, dass entweder im Jahre 1909 oder 1906 eine reichliche Blütenbildung erfolgte, während im zweiten dieser Jahre nur ein spärliches oder gar kein Blühen eintrat. Auch alljährlich reichlich weiblich blühende Individuen werden hie und da gesehen, wobei jedoch nahezu immer die weniger günstigen Jahrgänge durch eine merkbar schwächere Blütenbildung ausgezeichnet sind. Einige wenige Beispiele genügen, um die individuellen Unregelmässigkeiten der weiblichen Blütenbildung zu beleuchten (S. 66).

Wenn die Geschlechter schon an und für sich ausserordentlich grosse individuelle Unregelmässigkeiten zeigen, so wird das Bild unter gleichzeitiger Berücksichtigung beider Geschlechter derart verwickelt, dass in dem Verhalten keine Gesetzmässigkeit mehr zu verspüren ist. Kaum zwei Individuen verhalten sich einander auch nur annäherungsweise gleich, wenn die männliche und weibliche Blütenbildung in den

♀-Blühen				
1910	1909	1908	1907	1906
0	5	0	0	1
0	1	0	0	4
0	4	0	0	0
0	0	0	0	3
1	0	0	0	0
4	5	0	0	3
3	1	0	0	4
0	3	2	0	4
1	5	0	3	4
2	4	3	3	3

Jahren 1910—1906 in Betracht gezogen wird. Die Intensitäten des ♂- und ♀-Blühens bei zehn Bäumen mögen das Verhalten illustrieren:

♂-Blühen					♀-Blühen				
1910	1909	1908	1907	1906	1910	1909	1908	1907	1906
5	5	5	5	5	0	0	0	0	0
5	5	5	5	5	0	5	0	0	1
5	5	5	5	5	0	3	2	0	4
0	0	0	0	0	1	5	0	0	4
0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
4	4	0	0	0	2	4	3	3	3
5	5	4	1	0	0	3	0	0	0
5	5	1	3	1	4	5	0	0	3
3	4	0	1	1	0	5	0	0	5
4	5	1	0	1	1	1	0	0	2

Ich habe Bäume gesehen, die nur im Jahre 1909 überaus reichlich männlich blühten, in den übrigen Jahren von 1910—1906 aber keine Spuren einer männlichen Blütenbildung aufwiesen, während für das Jahr 1898 ein reichliches weibliches Blühen konstatiert wurde, später aber nicht; bisweilen wurden unter alten *Equisetiformis*-Individuen nur auf dem Boden reichliche Zapfenreste aus einer fernen Zeit als bald verschwindende Zeugnisse der umgekehrten „Geschlechtstendenz“ ange-

troffen. Bei einem Baume war das männliche Blühen im Jahre 1910 sehr intensiv; aus demselben Jahre sowie aus dem die weibliche Blütenbildung sonst wenig begünstigenden Jahre 1899 kamen reichlich Zapfen vor, während die in den ausgesprochenen weiblichen Blütejahren 1898 und 1906 herangewachsenen Triebe nicht einmal Zapfennarben aufwiesen. Die Individualität lässt sich sogar bis in die einzelnen Zweige verfolgen; unter anderen diesbezüglichen Erscheinungen mag erwähnt werden, dass eine durch ausserordentlich reichliches Zapfenvorkommen 1909, 1906, 1898 und 1895 ausgezeichnete Kiefer im Jahre 1909 männliche Blüten nur an einem einzigen grossen basalen Zweig entwickelt hatte, hier aber derart reichlich, dass der Zweig mit gelben Blüten ganz übersäet war.

Die Individualität in der Blütenbildung der Kiefer ist eine ebenso auffallende Erscheinung wie die jährlichen Schwankungen des Blühens, welche durch die individuellen Dispositionen in bedeutendem Grade beeinflusst und modifiziert oder geradezu paralysiert werden können. Diese individuelle Selbständigkeit der Kiefer in der Blütenbildung ist sogar noch interessanter, denn die jährlichen Schwankungen kann man, wenn auch nicht erklären, so doch als eine Folge der jährlich verschiedenen klimatologischen Blütebedingungen verstehen, jene erscheint aber eben wegen der oft schroffen Kontraste gegen das Normale um so geheimnisvoller. Ich habe, geleitet von dem Gedanken, dass die männliche und weibliche Blütenbildung nicht unmittelbar durch spezifische Faktoren des Jahrescharakters bedingt seien, sondern dass sie als Folgeerscheinungen rein vegetativer Prozesse aufgefasst werden könnten, den individuellen Erscheinungen in der Blütenbildung ganz spezielle Aufmerksamkeit gewidmet. Beim Forschen nach den Ursachen des Blühens sind es gerade die Ausnahmen und die scharf hervortretenden individuellen Züge in der Blütenbildung, welche den Ausgangspunkt der Untersuchung bilden müssen. Denn wenn die angenommenen unmittelbaren Kausalbeziehungen zwischen der Blütenbildung und gewissen vegetativen Funktionen wirklich bestehen, müssen auch diejenigen vegetativen Tätigkeiten, welche das Blühen sekundär auslösen, entsprechende Abweichungen von dem normalen Verhalten

zeigen — und so sind die Ausnahmen am besten dazu angetan die allgemeine Regel zu bestätigen. Zwar sollten diese korrelativen Beziehungen als periodische, der Reproduktion der Kiefer nahestehende Erscheinungen hier erwähnt werden, ich finde jedoch, dass sie etwas ausserhalb der Grenzen dieser rein deskriptiven Darstellung fallen, und übrigens ist dieser Teil der Untersuchung noch nicht abgeschlossen. Aus dem zwecks Feststellung der Ursachen des Blühens eingesammelten Material will ich jedoch einige Angaben herausheben, um zu zeigen, dass die oben für die Individualität der Blütenbildung durch blosse Schätzung erzielten Schlüsse bei genauer Analyse einzelner Bäume nicht nur eine Bestätigung finden, sondern dass die besprochenen Unregelmässigkeiten tatsächlich noch viel ausgeprägter sind, wenn sie genau festgestellt werden. Aus einer grossen Menge von Kiefern wurden „repräsentative", mehr als 7 Jahre alte Zweige eingesammelt und u. a. auch das Blühen jedes einzelnen Zweiges notiert. In nachstehender Übersicht ist das männliche und weibliche Blühen von 18 Bäumen in den Jahren 1910—1906 durch prozentische Angaben der blütentragenden Zweiganzahl, auf die in der letzten Kolumne mitgeteilte Summe der untersuchten blühenden Zweige bezogen, ausgedrückt.

Das männliche Blühen gewährt, für sich betrachtet, noch deutlicher als oben einen Begriff von dem hervorragenden Einfluss der individuellen, jährlich schwankenden Dispositionen. Der Baum N:o 9 zeigte kein sicheres Anzeichen eines Blühens ausser an den Jahrestrieben, die aus dem Jahre 1909 stammten, die aber so gut wie alle eine ausserordentlich kräftige Quirlbildung aufwiesen; rudimentäre Spuren an drei Trieben vom Jahre 1906 konnten wegen der Unsicherheit der Deutung in der Tabelle keine Beachtung finden. Das Individuum N:o 12 zeigte an jedem der untersuchten Triebe aus den Jahren 1909, 1907, 1906 und 1905 eine kräftige männliche Blütenbildung, während die Jahrgänge 1910 und 1908 gar keine Blüten hervorgebracht hatten; ein deutlicheres Beispiel einer plötzlichen und vollkommenen intermittierenden Unterbrechung eines überaus reichlichen männlichen Blühens kann nicht gefunden werden. Ganz analoge

Baum N:o	Prozent d. Zweiganzahl mit ♂-Blüten					♀-Blüten					Sa. Zweige
	1910	1909	1908	1907	1906	1910	1909	1908	1907	1906	
1	8.7	56.7	0.7	0.5	0	0	82.4	0	0	30.6	402
2	24.2	74.2	8.1	2.9	7,9	0	0.2	0	0	4.1	418
3	96.3	100.0	66.1	99.7	93.3	0	1.3	0	0	19.1	298
4	75.7	69.1	13.2	19.9	0.7	0	75.0	0	8.1	61.0	136
5	74.5	100.0	87.1	59.6	22.7	0	0	0	0	5.9	255
6	47.4	98.0	57.6	23.8	6.3	0	0	0	0	14.8	399
7	3.0	94.8	0.4	0	0	0	0	0	0	58.4	231
8	97.7	24.2	0.8	20.3	14.1	0.8	7.0	0	0	6.3	128
9	0	100.0	0	0	0	0	0	0	0	0	262
10	95.3	99,2	4.7	27.2	34.8	0.2	0.2	0	0	6.8	485
11	0	0	0	0	0	1.0	100.0	0	0	51.0	100
12	0	100.0	0	100.0	100.0	0	0	0	0	0	140
13	40.2	97.7	0	0	0	6.9	48.3	0	0	18.4	87
14	2.9	59.5	0	85.5	100.0	0	8.7	0	0	2.9	173
15	89.1	98.2	94.5	92.7	81.8	0	18.2	0	0	21.8	55
16	25.0	96.7	83.7	85.9	4.3	0	1.1	0	0	3.3	92
17	31.4	97.1	60.0	7.1	0	0	0	0	0	18.6	70
18	91.7	100.0	85.4	10.4	0	2.1	27.1	0	2.1	10.4	192

Erscheinungen treten auch bei den Bäumen N:o 8, 10 und 14 typisch auf. Das S. 19 erwähnte (150-jährige) Baumindividuum, bei dem die männliche Blütenbildung im Jahre 1906 weitaus kräftiger als in den Jahren 1907—1910 war, findet sich hier wieder als N:o 14. Dasselbe verdient eine nähere Erörterung. Soweit es festgestellt werden konnte, war das Jahr 1905 für das fragliche Individuum ein sehr reichliches männliches Blütejahr gewesen. Alle Triebe der Typenzweige aus dem Jahre 1906 trugen unzweideutige Spuren einer äusserst kräftigen Blütenbildung, welche sich durchgehends über wenigstens 50 % der ganzen Trieblänge erstreckt hatte. Auf 85.5 % der Zweige war im Jahre 1907 männliches Blühen eingetreten, meistens äusserst schwach, auf einzelnen Zweigen jedoch recht deutlich. Die im Jahre 1908 herangewachsenen Triebe waren vollkommen steril. In dem folgenden Jahre 1909 zeigte das männliche Blühen wieder eine beträchtliche Verbreitung (59.5 %), während nur 2.9 % der Zweige im Jahre

1910 männlich blühten; in diesen beiden Jahren waren die Blüten jedoch nur als sehr unansehnliche und jeweils äusserst unsichere rudimentäre Bildungen entwickelt, und quirlnadelige Triebe kamen gar nicht vor. Die männliche Blütenbildung weist somit von 1905—1906 bis 1910 eine ausserordentlich starke und schnelle Abschwächung auf. Wird noch hinzugefügt, dass wenigstens 61.8 % der Typenzweige im Jahre 1902 sicher weiblich geblüht hatten, im vorzüglichen Blütejahre 1906 aber nur 2.9 % und im Jahre 1909 8.7 %, so sieht man, wie ein Individuum im Verlaufe einer engbegrenzten Zeit von reichlichem weiblichen zu überaus kräftigem männlichen Blühen übergehen kann, um kurz darauf als nahezu steril zu erscheinen. — Die übrigen Beispiele der Übersicht bedürfen kaum einer Erörterung, da sie einfach schon bekannte Tatsachen wiederholen. In N:o 3, 10, 15 und 18 sind die Prozente für die Jahre 1910 und 1909 fast die gleichen, und N:o 4 zeigt ein kleines, N:o 8 ein sehr erhebliches Übergewicht der Blütenbildung in dem schwächeren Blütejahre. Für die Bäume N:o 2, 3, 4, 5, 12, 14, 15 und 17 wurde ein sehr reichliches Blühen im Jahre 1905 festgestellt; die übrigen erlaubten wegen des Nadelabfalls keine sichere Bestimmung des Blühens im Jahre 1905. Aus der Tabelle geht unmittelbar hervor, wie die individuelle Disposition nahezu über die aus dem Jahrescharakter herfliessenden Blütebedingungen dominiert; aus dem Verhalten des Einzelindividuums kann man sich keine bestimmte Auffassung über die Wirkungen des Jahrescharakters bilden.

Auch das weibliche Blühen zeigt keine festen Proportionen zwischen der Produktivität der verschiedenen Jahre, verhält sich jedoch auch nicht annäherungsweise so unregelmässig schwankend wie die männliche Blütenbildung.

In gewissen Fällen findet man bei der Kiefer augenscheinliche Übergänge von einem „weiblichen Stadium“ zu einer „männlichen Blüteperiode“ und umgekehrt. Wenn ein Baum z. B. vor einigen Jahren noch Zapfen erzeugte, jetzt aber nur oder vorwiegend männlich blüht, nimmt Sylvén (l. c.) an, es handle sich dabei um einen mehr oder weniger konstanten Umschlag der Geschlechtstendenz. Einer

solchen Annahme widerspricht jedoch das, wie gezeigt, im allgemeinen sehr wechselnde Verhalten der Blütenbildung überhaupt entschieden. Ich möchte in den besprochenen schnellen Übergängen nur einen Ausdruck für die Schwankungen der individuellen Dispositionen und nichts tatsächlich Periodisches erblicken. Dass die Geschlechtstendenz sich durchschnittlich während des Lebens verändern kann, ist eine andere Sache; die Fixierung des Zeitpunktes des Übergangs bei dem Einzelindividuum scheint mir jedoch sehr problematisch zu sein.

Die in der Tabelle mitgeteilten prozentischen Angaben zeigen deutlich die individuellen Verschiedenheiten der Bäume. Noch besser tritt die Stabilität der Verhältnisse hervor, wenn aus verschiedenen Teilen des Baumindividuums Kontrollmaterial eingesammelt wird. Ich werde die Sache durch ein Beispiel beleuchten, indem ich den Baum N:o 1 etwas näher betrachte. Basale Zweige wurden von den Gipfelzweigen gesondert gehalten. Das Blühen der beiden Gruppen von Zweigen ist unten mitgeteilt. Das männliche Blühen 1910—1906 ist als Einteilungsgrund gewählt worden, und die Anzahl der Zweige, welche in dieser Zeit nicht weiblich geblüht hatten oder Zapfennarben aus den Jahren 1909, bezw. 1909 und 1906, oder nur 1906 trugen, ist rechts notiert (S. 72).

Die basalen und die Gipfelzweige zeigen unter einander grosse Übereinstimmung, und die früher angegebenen Mengenverhältnisse des Blühens (Tabelle S. 69, N:o 1) sind also als ein dem Baume als Ganzem zukommendes Merkmal zu betrachten. Die übrigen Bäume zeigen ein ganz analoges Verhalten, abgesehen von derartigen Verschiedenheiten, welche eben auf der Lage der Zweige innerhalb der Krone beruhen. Es mag bemerkt werden, dass [1]) die männliche und weibliche Blütenbildung gern an den Zweigen einsetzt, die auch früher mit demselben Geschlecht geblüht hatten, und dass andererseits die beiden Geschlechter sich mehr oder weniger streng an verschiedene Zweigkategorien halten. Diese korrelativen Beziehungen haben aber nichts mit dem Entstehen des Blühens zu tun, sondern kommen nur dann

[1]) Nach von mir ausgeführten Untersuchungen, deren Resultate bald erscheinen werden.

			♂-Blühen					Anzahl Zweige	♀-Blühen			
			1910	1909	1908	1907	1906		0	1909	1909 u. 1906	1906
Basale Zweige			0	♂	0	0	0	77	31	26	12	3
			♂	♂	0	0	0	5	1	3	1	—
			♂	0	0	0	0	1	1	—	—	—
			0	0	♂	0	0	1	—	1	—	—
			0	0	0	♂	0	2	1	—	—	1
			0	0	0	0	0	118	—	85	28	5
	Anzahl	♂	6	82	1	2	0	204	34	115	46	9
		♀	0	161	0	0	55			161		55
Gipfelzweige			0	♂	0	0	0	120	18	48	50	4
			♂	♂	0	0	0	25	5	17	2	1
			♂	0	0	0	0	4	—	4	—	—
			0	♂	♂	0	0	1	—	1	—	—
			0	0	♂	0	0	1	—	1	—	—
			0	0	0	0	0	47	—	36	11	—
	Anzahl	♂	29	146	2	0	0	198	23	107	63	5
		♀	0	170	0	0	68			170		68
Der ganze Baum			0	♂	0	0	0	197	49	74	67	7
			♂	♂	0	0	0	30	6	20	3	1
			♂	0	0	0	0	5	1	4	—	—
			0	♂	♂	0	0	1	—	1	—	—
			0	0	♂	0	0	2	—	2	—	—
			0	0	0	♂	0	2	1	—	—	1
			0	0	0	0	0	165	—	121	39	5
	Anzahl	♂	35	228	3	2	0	402	57	222	109	14
		♀	0	331	0	0	123			331		123

zum Ausdruck, wenn der Baum als solcher das Blühen zulässt, indem die „Individualität“ der Zweige dann allein die Lokalisierung des Blühens bedingt.

Ob und in welchem Grade der Baum als Ganzes durch seine frühere Blütenbildung einen Einblick in sein künftiges Verhalten gewähren kann, soll jetzt berücksichtigt werden.

VII. Korrelative Erscheinungen.

Wenn man die Blütenbildung der einzelnen Individuen für sich betrachtet, bietet dieselbe das Bild eines bunten Durcheinanders, wo die individuellen Erscheinungen derart alle Gesetzmässigkeit verdecken, dass es ganz aussichtslos erscheint eine solche in dem Chaos auch nur suchen zu wollen. Aus dem Verhalten des Einzelindividuums können auch keine Schlüsse hierauf gezogen werden. Ich werde darum den Einfluss der individuellen Abweichungen dadurch eliminieren, dass ich das ganze Material [1]) zusammen als Gegenstand der Korrelationsbestimmungen benutze.

Es wurde oben gezeigt, dass die Bäume in einem gewissen Jahre eine gewisse Blütenmenge zu produzieren vermögen, dass sie sich aber in einem anderen Jahre ganz anders verhalten können. Man könnte sich gleichwohl vorstellen, dass den Baumindividuen durch ihre spezifische Organisation eine gewisse Fähigkeit oder „Neigung" bestimmte Mengen männlicher und weiblicher Blüten zu produzieren zukomme. Es fragt sich erstens, wie die Intensitäten des männlichen Blühens derselben Individuen sich durchschnittlich in aufeinander folgenden Jahren zu einander verhalten. In der nachstehenden Korrelationstabelle sind die Intensitäten des Blühens alter Kiefern in den Jahren 1909 und 1910 als Einteilungsgrund gewählt (S. 74).

Wie klein die Variantenzahl auch ist, tritt die positive Korrelation doch deutlich hervor; bei der Berechnung ergibt sich

$$r = +0.619 \pm 0.053.$$

Die männliche Blütenbildung konzentriert sich also in erheblichem Grade auf dieselben Bäume, und in einem schwachen Blütejahre ist also zu erwarten, dass die Blüten vorzugsweise an denjenigen Bäumen auftreten werden, welche in einem mehr begünstigten den grössten

[1]) Leider ist der grösste Teil der aus dem Jahre 1910 stammenden Angaben verloren gegangen, so dass ich nur in der Lage bin die bei einer früheren Bearbeitung der Aufgabe übrig gebliebenen, versuchsweise zusammengestellten Angaben zu benutzen, welche aber doch statistische Berechnungen notdürftig erlauben.

		Bi ♂ 1910						Sa. Ind.
		0	1	2	3	4	5	
Bi ♂ 1909	0	**11**	0	0	1	0	1	13
	1	1	**8**	2	1	2	1	15
	2	1	2	**2**	0	0	0	5
	3	2	2	3	**4**	2	0	13
	4	1	6	2	6	**14**	4	33
	5	2	5	3	4	4	**41**	59
Sa. Ind.		18	23	12	16	22	47	138

Blütenreichtum aufgewiesen haben. Dies wird durch das Verhalten der jungen Kiefern noch bestätigt; der Korrelationskoeffizient,

$$r = + 0.564 \pm 0.072,$$

weicht nur wenig von dem früheren ab. Die Korrelation ist somit recht fest, obwohl einer bei Betrachtung der Einzelindividuen ganz auffallenden Variation unterworfen.

Für die weibliche Blütenbildung steht ein etwas grösseres Vergleichsmaterial zur Verfügung. Die Korrelationskoeffizienten der folgenden Jahreskombinationen wurden für die alten und die jungen Kiefern ermittelt:

Jahres-kombinationen	150—260-jähr. Kiefern		60-jähr. Kiefern	
	n	$r \pm m_r$	n	$r \pm m_r$
1910—1909	85	$+ 0.278 \pm 0.100$	141	$+ 0.269 \pm 0.078$
1909—1906	185	$+ 0.518 \pm 0.054$	732	$+ 0.499 \pm 0.028$
1906—1898	126	$+ 0.442 \pm 0.072$	675	$+ 0.404 \pm 0.032$
1909—1898	125	$+ 0.529 \pm 0.064$	678	$+ 0.327 \pm 0.034$

Die weibliche Blütenbildung in dem ungünstigen Jahre 1910 zeigt eine weitaus grössere Variation in ihrer Korrelation zu den Intensitäten des Blühens im Jahre 1909 als die meisten der übrigen Kombinationen. Da sowohl die alten wie die jungen Kiefern hierin übereinstim-

men, scheint es, als ob diese Abweichung nicht nur der Mangelhaftigkeit des sehr bescheidenen Materials zuzuschreiben sei; vielleicht treten die individuellen Unregelmässigkeiten in einem schwachen Blütejahre stärker hervor. Die Stabilität der Tendenz des Blühens scheint bei den beiden Alterskategorien etwa die gleiche zu sein. Nur die Korrelation zwischen den Intensitäten des weiblichen Blühens in den Jahren 1909 und 1898 wird bei den 60-jährigen Kiefern durch einen bedeutend niedrigeren Koeffizienten ausgedrückt. Die allmähliche Abnahme der Koeffizienten für die Jahreskombinationen 1909—1906, 1906—1898 und 1909—1898 lässt sich vielleicht darauf zurückführen, dass die Tendenz des Blühens bei den jungen Kiefern ziemlich schnellen Schwankungen unterworfen ist. Je weiter von einander entfernte Jahrgänge verglichen werden, um so kleinere Korrelationskoeffizienten wären dann zu erwarten. Besonders bei den jungen Bäumen, die in ihrer lebhaftesten Zuwachsperiode wahrscheinlich leicht sogar gegen schwächere Beeinflussungen seitens der äusseren Faktoren reagieren, wären derartige ziemlich schnelle Veränderungen in der Tendenz des Blühens nicht undenkbar. In den erzielten Werten möchte ich jedoch, trotz dem grossen Unterschied zwischen den besprochenen Koeffizienten und obwohl die Anzahl der Individualfälle nicht sehr gering ist, kaum mehr als eine später nachzuprüfende Andeutung der Sachlage erblicken. Dagegen kann man vorläufig daran festhalten, dass die alten Kiefern wenigstens elf Jahre lang (1898—1909) ihre weibliche Blütetendenz durchschnittlich ziemlich unverändert behalten. Da die Korrelation auch recht fest ist (etwa $+ 0.5$), verdient die Sache alle Beachtung.

Um die korrelativen Beziehungen der weiblichen Blütenbildung in aufeinander folgenden Jahren etwas anschaulicher darzustellen, als dies durch den obigen Koeffizienten allein geschieht, will ich zwei der Korrelationstabellen mitteilen. Erstens kann das Blühen der jungen Kiefern in den Jahren 1910 und 1909 als Beispiel dafür dienen, wie sich zwei Blütejahre von sehr verschiedener Produktivität zu einander verhalten:

		Bi ♀ 1910						Sa. Ind.
		0	1	2	3	4	5	
Bi ♀ 1909	0	13	2	0	0	0	0	15
	1	2	5	1	1	0	0	28
	2	8	4	1	0	0	0	13
	3	17	10	1	1	0	0	29
	4	13	11	2	1	0	0	27
	5	14	10	1	2	2	0	29
Sa. Ind.		86	42	6	5	2	0	141

Die Konzentration der weiblichen Blütenbildung im Jahre 1910 auf diejenigen Individuen, welche im Jahre 1909 am reichlichsten blühten, ist auffallend, obwohl das Material sehr unbedeutend ist.

Viel schöner tritt die Stabilität der Korrelation hervor, wenn zwei nahe aufeinander folgende gleich reiche weibliche Blütejahre verglichen werden, wie z. B. die Jahre 1909 und 1906. Die Tabelle bezieht sich auf die 60-jährigen Kiefern; die Angaben über die Prozentzahl weiblich blühender Individuen, die Intensität des Blühens sowie die mittlere Blütenmenge innerhalb der verschiedenen Klassen der beiden Reihen sind hinzugefügt, um den Eindruck noch zu vervollständigen:

		Bi ♀ 1906						Sa. Ind.	% ♀	Bi.	Bm.
		0	1	2	3	4	5				
Bi ♀ 1909	0	**141**	60	29	30	13	1	247	54	2.0	1.1
	1	34	**51**	22	28	14	3	152	78	2.1	1.6
	2	12	13	**12**	16	11	4	68	82	2.7	2.2
	3	20	17	25	**29**	18	8	117	83	2.7	2.3
	4	7	20	10	16	**28**	14	95	93	3.1	2.8
	5	0	4	5	7	14	**23**	53	100	3.9	3.9
Sa. Ind.		187	165	103	126	98	53	732	74	2.6	1.9
% ♀		39	64	72	76	87	98	66			
Bi.		2.0	2.2	2.5	2.6	3.2	3.9	2.7			
Bm.		0.8	1.4	1.8	2.0	2.8	3.9	1.8			

Die Variantenverteilung ist hier recht normal, und die Klassenmittel (% ♀-blühende Individuen, mittlere Intensität des Blühens und mittlere Blütenmenge) verschieben sich gleichfalls ziemlich regelmässig, obwohl noch infolge des unzureichenden Beobachtungsmaterials und der primitiven Schätzungsmethode Unebenheiten deutlich hervortreten.

Das männliche und das weibliche Blühen zeigen also eine nicht unbeträchtliche Konstanz der Intensität, mit welcher sie innerhalb eines begrenzten Zeitraumes an den Individuen auftreten. Diese Korrelation kann bei den beiden Geschlechtern einer verschieden starken Variation unterworfen sein, und zwar deuten die oben berechneten Koeffizienten an, *dass die Korrelation in der männlichen Blütenbildung etwas fester ist;* darüber kann jedoch auf Grund dieser Werte nichts mit Sicherheit entschieden werden. Man könnte wohl erwarten, dass die Geschlechter unter sich in Bezug auf die Intensität des Blühens an denselben Individuen im allgemeinen eine etwa entsprechend feste positive Korrelation aufwiesen derart, dass ein Baum, welcher reichlich weibliche Blüten trägt, meistens auch dem männlichen Blühen mehr zuneige als einer, der nur spärlich weibliche Blüten hervorzubringen vermag. Vergleicht man aber die oben mitgeteilte Tabelle mit dem Verhalten der Intensitäten des männlichen und des weiblichen Blühens im Jahre 1909 an 60-jährigen Kiefern, so kann kein Zweifel mehr darüber herrschen, dass die Sache gar nicht so einfach liegt:

		Bi ♂ 1909						Sa. Ind.
		0	1	2	3	4	5	
Bi ♀ 1909	0	45	23	24	43	37	50	222
	1	54	13	5	17	20	33	142
	2	45	5	3	12	14	25	104
	3	22	1	3	8	5	6	45
	4	26	12	3	5	11	9	66
	5	10	2	1	1	3	2	19
Sa. Ind.		202	56	39	86	90	125	598

Die Variantenverteilung ist hier eine ganz andere, und bei der Berechnung ergibt sich ein Korrelationskoeffizient

$$r = \div 0.166 \pm 0.040$$

Es würde demnach eine schwach negative Korrelation zwischen den Geschlechtern in ihrem Auftreten an denselben Individuen bestehen. Zur Kontrolle dieser Bestimmung wurde eine Menge von Kombinationen des weiblichen und männlichen Blühens in verschiedenen Jahren als Gegenstand für die Korrelationsberechnung benutzt:

Kombinationen		150—260-jähr. Kiefern		60-jähr. Kiefern	
♂-Blühen	♀-Blühen	n	$r \pm m_r$	n	$r \pm m_r$
1910	1910	—	—	801	$+ 0.152 \pm 0.035$ [1])
1910	1909	109	$\div 0.140 \pm 0.094$	79	$\div 0.094 \pm 0.112$
1909	1910	91	$+ 0.065 \pm 0.104$	147	$+ 0.162 \pm 0.080$
1909	1909	214	$\div 0.142 \pm 0.067$	598	$\div 0.166 \pm 0.040$
1909	1906	184	$\div 0.062 \pm 0.073$	555	$\div 0.054 \pm 0.042$
1909	1898	125	$\div 0.083 \pm 0.089$	553	$+ 0.097 \pm 0.042$

Die mittleren Fehler sind im Verhältnis zu den Koeffizienten beinahe durchgehends so gross, dass diese als sehr unsicher bezeichnet werden müssen. Streng mathematisch kann nicht entschieden werden, ob überhaupt eine Korrelation vorliegt und in welcher Richtung sie geht. Ich werde jedoch die absoluten Zahlenangaben ein wenig erörtern. Die meisten gehen in negativer Richtung. Die Kombinationen mit dem Jahre 1910 aber, wie auch die jungen Kiefern in der letzten Zeile ergeben schwach positive Koeffizienten. Es muss daran erinnert werden, dass die Korrelation zwischen männlichem und weiblichem Blühen auch nicht ganz einfacher Natur ist, und voraussichtlich werden die Unregelmässigkeiten gerade hierin ihre Erklärung finden. Schon früher (S. 40) ist darauf hingewiesen worden, dass die Intensitäten des männlichen und des weiblichen Blühens sich gleichzeitig mit den Standortsbedingungen verschieben. Ein Standort, an dem das eine

[1]) Die die alten Kiefern im Jahre 1910 betreffenden Angaben waren nicht zu finden; siehe die Bem. S. 73.

Geschlecht nur spärlich zum Vorschein kommen kann, bietet auch dem anderen keine vorteilhaften Voraussetzungen, und wo sich das eine gar nicht entfalten kann, wird auch das andere meistens so gut wie ganz unterdrückt. Es besteht somit eine positive Korrelation zwischen den Geschlechtern, die mit der allgemeinen vegetativen Tätigkeit der Individuen zusammenhängen mag und die als ganz natürlich vorauszusehen war. Die entgegenwirkende negative Korrelation ist dagegen eine recht eigentümliche Erscheinung, die kaum *a priori* vorausgesetzt werden konnte und, soviel mir bekannt ist, bisher nicht beachtet worden ist. Das *Vorhandensein zweier entgegengesetzten korrelativen Beziehungen* in dem Auftreten der beiden Geschlechter an den einzelnen Individuen kommt auch in der Variantenverteilung in der Tabelle S. 77 einigermassen zum Vorschein. Ich will nur bei dem Verhalten der gemeinsamen Nullgruppe verweilen. Diese Kategorie nichtblühender Individuen entsteht nur infolge der Abschwächung des Blühens überhaupt und wird vergrössert oder verkleinert, je kräftiger bezw. je schwächer die Blütenbildung, ohne Rücksicht auf das Geschlecht, ist. Die Nichtblühenden treten also nur als Exponenten der positiven Beziehungen zwischen den Geschlechtern auf und sagen in der Tat gar nichts über die Relationen der geschlechtlichen Tendenzen zu einander aus, welche ja nicht von den zufälligen Mengenverhältnissen der Blüten abhängen. Die gemeinsame Nullklasse nimmt somit bei der vorliegenden Korrelationsbestimmung eine entschiedene Sonderstellung ein und übt eine unvorteihafte Wirkung auf die Berechnungen aus, indem sie das Resultat in positiver Richtung verschiebt, und dies in um so höherem Grade, je schwächer das Blühen ist. Ich stelle mir vor, dass die Unregelmässigkeiten in den erzielten Werten zum guten Teil auf diesen Umstand zurückzuführen sind, und man darf sich daher gar nicht wundern, wenn die Koeffizienten in einem sehr ungünstigen Blütejahre (1910) ein positives Vorzeichen bekommen. Eine einfache Ausscheidung der Nullklasse, wobei alle Koeffizienten negativ werden und teilweise bis etwa -0.3 emporsteigen, kann auch nicht berechtigt sein. Bei Berücksichtigung nur der zwitterig blühenden Individuen wäre der korrekteste Ausdruck für die aus den entgegen-

gesetzten Beziehungen resultierende Gesamterscheinung zu gewinnen, doch ist die zur Verfügung stehende Anzahl der zweigeschlechtlich blühenden Bäume hier zu gering, um eine sichere Bestimmung zu erlauben. Die Isolierung der einander entgegenwirkenden Phänomene und deren genauere mathematische Charakteristik ist eine sehr verwickelte Aufgabe, zu deren Lösung hier keine Voraussetzungen geboten sind. Was schon ermittelt ist, *dass die Intensitäten des männlichen und des weiblichen Blühens der Individuen nur äusserst unbedeutende, dabei aber höchst wahrscheinlich schwach negative korrelative Beziehung zu einander aufweisen,* genügt übrigens dem vorliegenden Zweck vollauf, denn darauf sind jetzt die früher beschriebenen Erscheinungen in der Blütenbildung — der Mangel des völligen Parallelismus zwischen den Geschlechtern bei den jährlichen Schwankungen des Blühens, die verschiedene Geschlechtstendenz der Altersklassen und die Geschlechtsdivergenz, wie dieselbe besonders bei schwacher Blütenbildung in der völligen geschlechtlichen Trennung des Blühens der Individuen ihren auffälligsten Ausdruck findet — zurückzuführen. An verschiedenen Standorten gehen die Bedingungen für die weibliche und männliche Blütenbildung ebenso auseinander, und auch hier zeigt sich in der Tat die erhebliche Unabhängigkeit der Geschlechter von einander, wie dies zunächst durch einige Beispiele dargelegt werden soll.

VIII. Einfluss des Alters, der Zuwachsverhältnisse und der Standortsbedingungen auf die Blütenbildung.

Es ist meine Absicht den Einfluss des vegetativen Zustandes (Alter und Zuwachsverhältnisse) und der Standortsbedingungen auf die Blütenbildung hier nur durch einige wenige Beispiele klarzulegen, die genügen werden, um zu zeigen, wie sehr die in einem gewissen Jahre durch den Jahrgangscharakter bedingte Blütereaktion durch die erwähnten Umstände modifiziert wird. Vorausgesetzt, dass ein Jahr sowohl

der männlichen wie der weiblichen Blütenbildung gleich günstig ist, wird das Blühen unter den wechselnden Standortsbedingungen doch mit sehr verschiedener Intensität einsetzen, und die Geschlechtsdivergenz wird sich dabei ebenso höchst verschiedenartig gestalten; dazu kommen noch durch das Alter und die Zuwachsverhältnisse bedingte Schwankungen im Verhalten der Geschlechter zu einander.

Erstens könnte es von einigem Interesse sein zu entscheiden, wie die periodischen Erscheinungen in der Blütenbildung der Kiefer durch das Alter der Bäume beeinflusst werden.

In der allerersten Lebenszeit vermag auch der dem Blühen günstigste Jahrgang bei den Kiefernpflänzchen keine Blüten hervorzubringen. So waren im Jahre 1909 alle die Tausende der von mir beobachteten 9—12-jährigen, 2—8 (äusserst selten bis 15) cm hohen Stämmchen ganz steril. In einer 20—23-jährigen Kieferngeneration, wo die Höhe meistens 15—25 cm betrug, selten aber bis auf etwa 1.5 m stieg, besassen alle kleinen Individuen keine einzige Blüte; im Verlaufe des ganzen Sommers 1909 war ich in der Lage nur 7 Fälle von Blütenbildung zu notieren. Zwei Individuen trugen je eine einzige weibliche Blüte, das eine auf dem Gipfeltriebe, das andere auf einem Seitentriebe, und schienen im Jahre 1906 nicht geblüht zu haben. Ein Individuum hatte eine einzige weibliche Blüte auf einem Seitensprosse entwickelt und trug noch einen Zapfen aus dem Jahre 1906. Diese drei Individuen waren sämtlich von sehr kräftigem Wuchs, bezw. 86, 57 und 207 cm hoch. Zwei Individuen zeigten einzelne Zapfen und Zapfennarben aus dem Jahre 1906, waren aber im Jahre 1909 steril, während zwei andere im letztgenannten Jahre einige weibliche Blüten hervorgebracht hatten, in den früheren Jahren aber keine; alle vier waren 1.3—1.5 m hoch. Männliche Blüten wurden in der besprochenen Kieferngeneration ganz vermisst [1]). Als Übergang zu den schon bekannten Verhältnissen bei den 60-jährigen Kiefern kann eine 30—35-jährige

[1]) Dass die weibliche Blütenbildung bei der Kiefer in der Regel früher als die männliche einsetzt, wird von mehreren Autoren angegeben, wie z. B.: Wichura, M. „Flora", S. 393 (nach Sylvén l. c., S. 74). Örtenblad, Th. Om den högnordiska tallformen, S. 31. Holmerz, C. G. und Örtenblad, Th. Om Norrbottens skogar, S. 13. Sylvén, N. Om könsfördelningen hos tallen, S. 76.

Kieferngeneration erwähnt werden, die sich schon im Anfang der lebhaftesten Längenzuwachsperiode befand und eine mittlere Länge von etwa 0.5—1.6 m, unter Umständen noch mehr, zeigte. Die 0.5—1.0 m hohen Individuen waren in den Jahren 1909 und 1910 durchgehends steril und trugen auch keine Spuren einer früheren Blütenbildung. Die weiterentwickelten Individuen zeigten nur sehr selten einige Zapfen und Zapfennarben aus den Jahren 1909, 1906 und 1898; einige trugen sogar im Jahre 1910 1(—2), oft vertrocknete, weibliche Blüten auf den Gipfeltrieben oder den obersten Seitenzweigen zweiter Ordnung. Männliche Blüten beobachtete ich nur an einem einzigen sehr kräftig entwickelten Bäumchen, wo sie im Jahre 1909 dünngesäet (2) vorkamen, während sonst in den Jahren 1906—1910 nirgends Spuren männlichen Blühens nachgewiesen werden konnten. Überhaupt scheint demnach die männliche Blütenbildung unter den jüngsten, bis etwa 35-jährigen Kiefern eine sehr beschränkte zu sein. Schon früher wurde darauf aufmerksam gemacht, dass die 60-jährigen Kiefern eine Bevorzugung des weiblichen, die alten eine solche des männlichen Geschlechtes aufweisen [1]).

Die Geschlechtstendenz ist also einer allmählichen Veränderung während der Lebenszeit der Kiefer unterworfen. Diese Erscheinung wird wohl dadurch verursacht, dass die allgemeine vegetative Tätigkeit beim Zuwachs sich beständig verändert. Das Verhalten der einzelnen Kieferngenerationen bestätigt diese Annahme. Unter den jüngsten (9—23-jährigen) Kiefern wurden weibliche Blüten nur an den kräftigsten Individuen beobachtet, und männliche Blüten kamen gar nicht vor. Bis zu einem Alter von etwa 35 Jahren blüht die lappländische Kiefer so gut wie ausschliesslich weiblich, und die weniger als 1 m hohen Individuen sind fast immer steril. Unter 579 freistehenden 60-jährigen

[1]) Überjährige Kiefern sollen nur weiblich blühen:
Holmerz und Örtenblad. Om Norrbottens skogar, S. 13.
Örtenblad, Th. Om den högnordiska tallformen, S. 29.
— „ — Anteckningar om trädens biologi, S. 42.
Ich konnte diese Angabe in Enare nicht bestätigt finden. Auch überjährige Exemplare von *Picea excelsa* sollen (Botan. Jahresbericht Bd. 14, Abth. 2, 1886, S. 411) nur weibliche Blüten tragen.

Kiefern, deren Höhe und Blütenbildung im Jahre 1909 und deren Zapfenvorkommen in früherem Alter notiert wurden, fanden sich, soweit es bestimmt werden konnte:

138 ganz sterile Individuen, von denen 28.2 % über 3 m hoch waren,
111 „rein" weibliche „ „ „ „ 45.9 „ „ „ „ „ „ „
180 „ männliche „ „ „ „ 66.7 „ „ „ „ „ „ „
150 zwitterblühende „ „ „ „ 82.0 „ „ „ „ „ „ .

Die niedrigsten Individuen waren somit meistens steril. Das Verhalten der „rein" weiblich blühenden Bäume erinnert an die frühere Altersstufe, wo die Kiefernpflänzchen nur erst weibliche Blüten hervorzubringen vermögen. Bei noch gesteigerter Höhe der Individuen greift die männliche Blütenbildung mehr um sich, denn die „rein" männlich blühenden Individuen sind durchschnittlich erheblich höher als die „rein" weiblichen. Ein lebhafter Zuwachs scheint die Entwicklung der beiden Geschlechter gleichzeitig zu fördern; die Zwitterindividuen finden sich ja hauptsächlich unter den am kräftigsten gewachsenen Bäumen. — An verschiedenen Lokalitäten wurde ferner beobachtet, dass unter den 60-jährigen Kiefern die weniger als 1 m hohen meistens steril waren. Sehr wenige dieser Bäumchen hatten weiblich geblüht, während männliche Blüten an denselben im Jahre 1910 ganz fehlten und im Jahre 1909 nur ausserordentlich selten gesehen wurden. Im Jahre 1911 trugen nur die kräftigsten der 60-jährigen Kiefern einzelne weibliche Blüten; männliches Blühen war nirgends aufzuspüren. Bei biologischen Beobachtungen über die Blütenbildung der Kiefer verdient also der vegetative Entwicklungszustand ebensogut wie das Alter volle Beachtung.

Die verschiedenen Kieferngenerationen und auch die Höhenkategorien unter diesen (in jungem Alter) spiegeln in höchst wechselnder Weise, nicht nur was die Intensität des Blühens betrifft, sondern ebenso im Verhalten der Geschlechter zu einander, die jährlichen Schwankungen der klimatologischen Blütebedingungen wider. Diese Verschiedenheiten in der Blütenbildung wurden oben einfach auf die Verschiedenheiten in der allgemeinen, mit dem Alter und den Zuwachs-

verhältnissen sich verändernden Lebenstätigkeit der Bäume zurückgeführt; die reproduktiven Funktionen können wohl nicht als von den vegetativen ganz unabhängig betrachtet werden. Doch scheint Sylvén (l. c.) diesbezüglich an irgendeinen ganz spezifischen inneren periodischen Funktionswechsel gedacht zu haben, wenn er den Zeitpunkt des Eintritts eines „reinen" männlichen oder weiblichen Blütestadiums oder den Zeitpunkt, wo der Baum von dem einen Stadium in das andere übergeht, bestimmen will. Man bedarf aber der hypothetischen inneren Periodizität bei der Erklärung der besprochenen Erscheinungen gar nicht.

Die edaphischen Standortsverschiedenheiten geben der Blütenbildung im auffallenden Grade ihr Gepräge [1]) und machen demnach auch ihren Einfluss bei der Beurteilung der periodischen Erscheinungen im Blühen geltend. Das Verhalten der 60-jährigen Kiefern auf einem schwach gedüngten Wiesenboden (Lokalität 6) und auf einem steinigen Sandboden in unmittelbarer Nähe (Lokalität 5) eignet sich gut, um die Sache zu beleuchten:

Lokalität N:o	Individuenzahl	% der Individuen mit				Mittl. Intensität des Blühens				Mittlere Blütenmenge				% Steril	
		♂-Blüten		♀-Blüten		♂		♀		♂		♀			
		1910	1909	1910	1909	1910	1909	1910	1909	1910	1909	1910	1909	1910	1909
5	426	6.0	53.7	16.5	42.6	2.0	3.1	1.2	1.9	0.1	1.7	0.2	0.8	78.8	27.9
6	105	26.4	84.6	58.5	63.5	1.8	3.7	1.4	2.2	0.5	3.1	0.8	1.4	35.8	5.8

Die Unterschiede zwischen diesen beiden Standorten sind sehr erheblich (vgl. besonders die mittleren Blütenmengen). Der Jahreseinfluss tritt in dem schwächer blühenden Bestande (5) weit kräftiger hervor. In N:o 6 scheinen die edaphischen Bedingungen insbesondere

[1]) Forsberg, G. E. (Über die Geschlechtervertheilung bei Juniperus communis. Botan. Centr. Bd. 33, 1888, S. 91) hat dasselbe bei *Juniperus communis* gefunden: „Kleine Variationen im Boden und in den äusseren Verhältnissen führen übrigens recht grosse Variationen in der Geschlechtervertheilung mit sich."

die weibliche Blütenbildung zu begünstigen, indem hier an mehreren Individuen Zapfen aus den Jahren 1908 und 1907 angetroffen wurden, während solche in dem anderen Bestande nicht vorkamen. Es braucht wohl nicht hinzugefügt zu werden, dass die vegetative Gestaltung der Bäume auf dem sterilen Steinboden eine viel dürftigere war; ich will aber den Text nicht mit den für die Höhe der Individuen, die Länge der Nadeln, Triebe und Zapfen sowie das Mass des Dikkenzuwachses ermittelten Werten belasten, da dies schon ins Gebiet der hier nicht näher in Betracht kommenden korrelativen Beziehungen zwischen den vegetativen und reproduktiven Funktionen gehört. Nur ganz allgemein will ich hervorheben, dass die Standortsverschiedenheiten bei der Blütenbildung auch in der vegetativen Tätigkeit der Individuen entsprechend Ausdruck finden.

Ein anderes Beispiel des Bodeneinflusses gibt ein *Ledum palustre-Betula nana*-Moor, wo die Kiefern sowohl im Jahre 1910 wie auch in dem vorzüglichen Blütejahre 1909 so gut wie keine männlichen Blüten hervorgebracht hatten. Weibliche Blüten wurden im Jahre 1910 gar nicht gefunden, während im Jahre 1909 nicht weniger als 84.0 % der Bäume weiblich geblüht hatten. Auf dürrem Gebirge sowie auf den äusserst sterilen Geröllheiden und Blockböden zeigt die Kiefer dagegen, bei herabgesetzter Blütenbildung überhaupt, ein ausgeprägtes Übergewicht des männlichen Geschlechtes [1]). Gedrängter Bestandesschluss und nied-

[1]) Haacke, W. (Entwickelungsmechanische Untersuchungen. Biol. Centr. Bd. XVI, S.482—483; vgl. Lidforss, B. Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens. Pringsh. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 33, S. 266) zeigt, dass trockene Umgebung bei *Campanula glomerata* eine numerische Reduktion der Fruchtblätter hervorruft.

Hoffmann (Ueber Sexualität. Botan. Zeitung 1885, S. 145) hat gefunden, dass schlechte Ernährung bei zweihäusigen Pflanzen eine reichere Entwicklung der männlichen Exemplare bedingt, sowie, dass schlechte Ernährung bei Pflanzen mit hermaphroditen Blüten eine Förderung des männlichen Geschlechtes und Unterdrückung des weiblichen bedingt. E. Küster (Vermehrung und Sexualität bei den Pflanzen. Aus Natur und Geisteswelt, Bd. 112, 1906, S. 104) betrachtet jedoch Hoffmanns Angaben als nicht überzeugend und als noch nicht bewiesen.

Forsberg (l. c.) fand, dass die Zahl der männlichen Exemplare von *Juniperus communis* auf offenem mageren Sandboden und überhaupt unter ungünstigen Ernährungsbedingungen das Übergewicht erlangt.

Ähnliche Erfahrungen habe ich an *Trollius europæus* gemacht.

rige Belichtung [1]) geben in noch höherem Grade Anlass zum Vorherrschen der männlichen Blütenbildung bei allgemeiner Abschwächung des Blühens. Ähnlich verhalten sich auch diejenigen Bäume, welche — bei hohem Alter oder an den Winden exponierten Lokalitäten, besonders an den äussersten Waldgrenzen — schon in ihren halbvertrockneten Kronen die Anzeichen der herabgesetzten Lebenstätigkeit an sich tragen.

Überhaupt variiert die Blütenbildung an verschiedenartigen Standorten und in verschiedenen Beständen erheblich, und die periodischen Erscheinungen in der Blütenbildung können darum auch nicht mit Vorteil mathematisch ausgedrückt werden ausser bei isolierter Betrachtung von gleichalterigen, dem Lichte gleich exponierten und gleichentwickelten Individuen eines einheitlichen Standortes. Der Wechsel aber gibt Gelegenheit die allgemeinen Gesetze zu ermitteln, welche die Schwankungen der Blütenbildung bezüglich der Verbreitung der Geschlechter auf die Individuen, der mittleren Intensität des Blühens und der Geschlechtsdivergenz befolgen, die alle drei nur Äusserungen derselben allgemeinen Erscheinung sind und nichts Spezifisches in sich bergen, sondern, wie gezeigt, innig mit einander zusammenhängen. Man kann dasselbe beim Verfolgen der jährlichen Schwankungen des Blühens in denselben Beständen feststellen und ganz generell behaupten, dass auch die lappländische Kiefer bei reifem Alter, in freier Lage und auf nicht zu sterilem Boden typisch monöcisch ist und keine nachgewiesenen spezifischen Unterschiede beim Vergleich mit der Kiefer der südlicheren Gegenden aufweist, dass sie aber unter Bedingungen, welche dem Blühen überhaupt ungünstig sind, wie z. B. in gewissen Jahren, in der ersten Lebenszeit, bei hohem Alter, steinigem Boden, trockenen Torfformationen, Mooren, dichtem Bestandesschluss und beschränkter Lichtzufuhr gegen Trimonöcismus oder sogar gegen Diöcismus

[1]) Forsberg (l. c.) hat beobachtet, dass die Zahl der sterilen Exemplare von *Juniperus* im lichten Walde 7 %, bei starker Beschattung im dichten Walde bis zu 23 % betrug.

Örtenblad (Om den högnordiska tallformen, S. 29) und Sylvén (l. c.) geben an, dass die im Schatten gewachsenen, kümmerlich entwickelten Kiefern häufig nur männliche Blüten tragen.

und Sterilität tendiert, indem gleichzeitig und ganz entsprechend den früher nur in ihren Hauptzügen ermittelten Gesetzen die Verbreitung des Blühens unter den Individuen immer kleiner wird, die Intensität des Blühens immer niedriger und die Geschlechtsdivergenz immer grösser. Rasseneigentümlichkeiten sind in der Blütenbildung der lappländischen Kiefer bis jetzt nicht entdeckt.

Bei der Untersuchung war die Aufmerksamkeit auch darauf gerichtet etwa hervortretende Unterschiede in der Reichlichkeit des Blühens in verschiedenen Teilen des Gebietes, besonders an der äussersten Waldgrenze im Vergleich zu den südlicheren Teilen, zu bestimmen. Berücksichtigt man nicht die nach rezenteren Waldbränden oder nach den verheerenden Waldverwüstungen durch Menschenhand sehr abgeschwächten Bestände, so kann als ziemlich sicher ausgesprochen werden, dass die Blütenbildung gegen die polare Waldgrenze keine nennenswerte und jedenfalls keine bei unmittelbarer Beobachtung wahrnehmbare Abschwächung erleidet. Eine „Grenze des Blühens", wie sie Schroeter[1]) sich vorstellt, gibt es bei der Kiefer nicht. Ich habe die letzten verkümmerten Kiefern an der Eismeerküste sowie an den alpinen Baumgrenzen recht allgemein blühen sehen. Kihlman[2]) hat ähnliche Beobachtungen gemacht. Örtenblads[3]) Angabe, dass die Blütenbildung der Kiefer an der „Vegetationsgrenze" schwach wird, bezieht sich wahrscheinlich in erster Linie auf die männliche Blütenbildung der letzten, verkümmerten Vorposten an der Baumgrenze der Kiefer, denn er fügt (l. c.) hinzu: „Hanblommor eller spår efter sådana har jag i några fall sökt förgäfves hos tallens sista utposter inom björkskogsregionen". Auch mir schien die männliche Blütenbildung des Kiefernkrummholzes stärker herabgesetzt zu sein als die weibliche. Middendorff[4]) erwähnt, dass auch die Lärche an der äussersten Baumgrenze Sibiriens eine reiche weibliche Blütenbildung aufweist.

[1]) Schroeter, A. Pflanzenleben der Alpen, S. 22.
[2]) Kihlman, A. O. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland.
[3]) Örtenblad, Th. Om den högnordiska tållformen, S. 29.
[4]) Middendorff, A. Th. v. Sibirische Reise, S. 604 u. 605.

B. Zapfenentwicklung und Samenproduktion.

I. Produktivität der Zapfenbildung.

a. Nichtentsprechen von Blütejahren und Zapfenjahren.

Ehe ich zur Behandlung der jährlichen Schwankungen in der Produktivität der Zapfenbildung schreite, werde ich bei einigen Beobachtungen über die Voraussetzungen der Zapfenentwicklung verweilen, welche vielleicht an den Waldgrenzen überhaupt allgemeine Bestätigung finden werden und die für die Beurteilung der Biologie der Kiefer und besonders der Reproduktionsfähigkeit des Waldes an den äussersten Grenzen seiner Verbreitung in gewissen Fällen von nicht unerheblicher Bedeutung sein können.

Im Vorsommer 1903 war ich in der Lage das sehr häufige Auftreten von jungen Zapfenanlagen nach dem Blühen des vorausgegangenen Jahres zu beobachten, und nach mir später mitgeteilten Angaben war die Blütenbildung der Kiefer im Sommer 1902 im ganzen Untersuchungsgebiete äusserst intensiv; die Weiterentwicklung der Zapfen wurde aber von mir diesmal nicht weiter verfolgt. Bei der im Sommer 1909 ausgeführten Untersuchung der Zapfenbildung war aber der nahezu vollkommene Mangel an Zapfen nach dem Blühen 1902 um so auffallender. Um einen Vergleich zwischen den Intensitäten der weiblichen Blütenbildung in den Jahren 1902, 1906 und 1909 zu ermöglichen, wurden kräftigere ältere Typenzweige von Bäumen verschiedenen Alters auf ihre Blütenbildung untersucht. Als Resultat er-

geben sich die in der Übersicht S. 27, Gruppe II, schon angeführten Zahlen. Bei genauer Untersuchung der Internodiengrenzen zwischen den in den Jahren 1902 und 1903 entwickelten Trieben konnte ich sehr häufig das Vorkommen von ganz kleinen, aber öfters doch sehr deutlichen Narben von Zapfenanlagen — ausgewachsene Zapfen lassen weit kräftigere Narben zurück — konstatieren, und oft hafteten die vertrockneten Reste derselben noch an dem Zweige. Eine beträchtliche Anzahl der Zweige zeigte eine weibliche Blütenbildung nur an den Trieben vom Jahre 1902, während die Triebe der Jahre 1906 und 1909 keine Zapfen oder Zapfennarben aufwiesen. Die folgende Übersicht beleuchtet, wie sich die weibliche Blütenbildung 1910—1906 und im Jahre 1902 an 129 Typenzweigen verhielt:

♀-Blühen					Anzahl Zweige	♀ 1902 an Zweigen:
1910	1909	1908	1907	1906		
0	0	0	0	0	23	11
0	♀	0	0	0	41	31
0	0	0	0	♀	9	8
0	♀	0	0	♀	53	40
0	♀	0	♀	♀	1	0
♀	♀	0	0	♀	1	1
♀	0	0	0	♀	1	1

Es kann hinzugefügt werden, dass sich unter den 23 in den Jahren 1906—1910 nicht weiblich blühenden Zweigen 13 ganz sterile befanden, von denen 4 im Jahre 1902 weiblich geblüht hatten; von den übrigen zehn Zweigen, welche in einem oder in mehreren der Jahre 1906—1910 männliche Blüten hervorgebracht hatten, wiesen 7 Zapfennarben an den 1902-er Trieben auf. Insgesamt blühten von den 129 Zweigen im Jahre 1909 96, 1906 65 und 1902 92 weiblich. Noch möchte ich hervorheben, dass nur das Vorkommen unzweideutiger Zapfennarben notiert wurde, wogegen Fälle, in denen die Deutung unsicher erschien, nicht berücksichtigt wurden; voraussichtlich war in der

Tat die Anzahl der Zweige, welche im Jahre 1902 weiblich geblüht hatten, noch grösser als bei der Prüfung zu ermitteln war.

In nahezu allen denjenigen Fällen, wo die Bäume auf ihr Blühen genau untersucht wurden, beobachtete ich mehr oder weniger reichlich Zapfennarben aus dem Jahre 1902. Von 7 Kiefern wurden Typenzweige in grosser Menge gesammelt und die Blütenbildung in der Zeit 1902—1910 notiert; von den 431 Zweigen trug die unten angegebene Anzahl weibliche Blüten, Zapfen oder Zapfennarben aus den verschiedenen Jahren:

♀-Blühen auf Anzahl Zweige									Sa. der Zweige
1910	1909	1908	1907	1906	1905	1904	1903	1902	
7	117	0	0	107	0	0	0	258	431

Die Anzahl der im Jahre 1902 weiblich blühenden Zweige ist hier im Vergleich mit den Jahren 1909 und 1906 auffallend gross, weil ein Baum nur im Jahre 1902, nicht aber in den Jahren 1909 und 1906, weiblich geblüht hatte, und ein zweiter Baum fast an jedem kräftigeren Zweige Zapfennarben aus dem Jahre 1902 aufwies, dagegen aber nur an ganz vereinzelten aus den beiden anderen Jahren. Jedenfalls zeigt es sich auch hier, wie ausserordentlich reich die weibliche Blütenbildung im Jahre 1902 gewesen sein muss. Da sich die an Typenzweigen ausgeführten Untersuchungen auf die Gegenden östlich und nördlich von dem Enare-See beziehen, während die oben angedeuteten unmittelbaren Beobachtungen im Sommer 1903 aus den Gegenden südlich von dem Ivalo-Flusse und südwestlich von dem genannten See stammen, kann ich behaupten, dass die weibliche Blütenbildung im Jahre 1902 über das ganze Untersuchungsgebiet ausserordentlich reich gewesen ist. *Dass Zapfen nach diesem reichen weiblichen Blühen nicht ausgebildet wurden, zeigt, dass das Resultat eines ausgesprochenen und vorzüglichen weiblichen Blütejahres in den der Waldgrenze nahe gelegenen Gegenden durch ungünstige Bedingungen bei der Entwicklung*

der Zapfenanlagen, entweder im Blütejahre selbst oder auch während der frühesten Stufen der Weiterentwicklung in dem folgenden Frühjahre, vollkommen vereitelt werden kann. Wie oft eine derartige Vernichtung der Zapfenanlagen durch ungünstige Entwicklungsbedingungen stattfindet, lasse ich unentschieden. In der Literatur liegen einzelne Angaben vor [1]), dass die Blüten jeweils vertrocknen können, dies wird aber nur als ein Kuriosum erwähnt, ohne dass der Erscheinung irgendwelche Bedeutung beigelegt wird. Ich kann aber noch ein anderes Beispiel geben, wo die Sistierung der Zapfenbildung, zwar nur in einem wenig produktiven Blütejahre, aber doch ganz unzweideutig zu bemerken war. Diesmal scheinen unvorteilhafte Witterungsverhältnisse im Spätsommer des Blütejahres selbst die Ursache gewesen zu sein, denn schon anfangs September 1910 waren vielerorts an den jungen Kiefern nur noch vertrocknete Reste der Blüten zu sehen; jedenfalls waren in den nördlichsten Teilen von Enare im Sommer 1911 an denselben Lokalitäten, wo ich in dem vorhergehenden Untersuchungsjahre ein ziemlich verbreitetes, wenn auch schwaches weibliches Blühen notiert hatte, keine neugebildeten Zapfen zu finden [2]). Ebenso beobachtete ich im Frühjahr und Sommer 1909 oft, dass die Blüten des vorhergehenden Jahres vertrocknet und nicht mehr entwicklungsfähig waren. Später erwies sich das Zapfenvorkommen nach dem Blühen 1908 als ausserordentlich selten in den nördlichen und östlichen Gegenden von Enare, während Zapfen aus dem Jahre 1908 in den südlichsten Teilen etwas allgemeiner angetroffen wurden. [3]) Wie unregelmässig sich die Zapfen-

[1]) Z. B. von G. Schotte (Skogsträdens frösättning hösten 1911, S. 401): „Från många trakter klagas öfver att den 1-åriga tallkotten är outvecklad på grund af frost under blomningen samt sommarens starka torka. — — — Kronojägarna — — — ha iakttagit, huru den 1-åriga tallkotten under sommaren delvis förtorkat."

[2]) Schotte, G. (Skogsträdens frösättning hösten 1911) gibt (S. 401) für Schweden an: „Kottsättningen uppgifves i allmänhet ha varit svagare än hvad blomningen angaf. Som exempel härpå kan särskildt framhållas Granviks revir, där blomningen var riklig, men kott-tillgången ingen." Die Vertrocknung der im Jahre 1910 gebildeten Zapfenanlagen dürfte also eine weite Verbreitung gehabt haben.

[3]) Schotte, G. teilt (Skogsträdens frösättning hösten 1909, S. 8) mit, dass Zapfen im Jahre 1909 durchgehends spärlicher zu finden waren als Blüten im Sommer 1908. Als Ursache werden ungünstige Witterungsverhältnisse im Sommer 1909 angegeben. Auch bei der Eiche und der Fichte wurde die Fruchtbildung in diesem Jahre gehemmt.

bildung nach dem Blühen 1907 innerhalb des Gebietes verhielt, wurde S. 28 auseinandergesetzt. Es kann noch hinzugefügt werden, dass die im Jahre 1907 angelegten Zapfen in den südwestlichen und besonders in den südlichsten Teilen von Enare (an der Mündung des Ivalo-Flusses) an einigen Stellen derart häufig vorkamen, dass bei unmittelbarer Beobachtung nicht entschieden werden konnte, welches von den Jahren 1909, 1907 und 1906 am produktivsten gewesen war; nicht selten wurden Individuen angetroffen, die mehr Zapfen aus dem Jahre 1907 als aus den beiden anderen Jahren trugen. In den nördlichen Teilen des Gebietes und sogar in den östlichen, wo die Vegetationsbedingungen — nach den Zuwachsverhältnissen zu urteilen — doch denjenigen der früher genannten Gegenden nicht nachstehen, waren Zapfen aus dem Jahre 1907 trotz fleissigen Nachsuchens kaum zu entdecken. In den Waldgrenzgegenden des nördlichsten Schwedens (Kirchspiele Karesuando und Jukkasjärvi) konnte ich dieselbe Vernichtung der im Jahre 1902 gebildeten Zapfenanlagen bestätigen, wie sie für Enare festgestellt wurde. In denselben Gegenden waren Zapfen aus dem Jahre 1907 meistens spärlich oder stellenweise gar nicht zu beobachten, während Sylvén (l. c., S. 74) für dasselbe Jahr eine reiche Blütenbildung angibt, welche, nahezu ganz Schweden umfassend, auch auf die lappländischen Wälder in der Jockmok-Gegend übergreift; bei Wittangi fand ich selbst ein nicht unbeträchtliches Zapfenvorkommen aus dem genannten Jahre.

Ich stelle mir vor, dass die Ursachen der Unterbrechung im Entwicklungsverlaufe der Zapfenanlagen verschiedener Art sein können. Im Jahre 1902 waren, nach Andersson[1]), wahrscheinlich verheerende Herbst- oder Frühwinterfröste daran schuld. Im Sommer 1910 konnten keine unmittelbaren Ursachen der Vertrocknung der Blüten beobachtet werden; vielleicht könnte die Erscheinung hier auf die damals vorherrschenden, überhaupt sehr kalten und ungünstigen Witterungsverhältnisse zurückgeführt werden. Im allgemeinen ist wohl anzunehmen, dass es ganz besonders der Spätsommer und Herbst des

[1]) Andersson, G. Om talltorkan i öfra Sverige våren 1903. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1905, S. 474.

Blütejahres sowie das Frühjahr des folgenden Jahres sind, welche die Zapfenentwicklung bedrohen. Übrigens kann es auch geschehen, dass die Hemmung nicht immer eine vollständige ist, sondern dass die Zapfenanlagen nur teilweise vertrocknen, wodurch die Produktivität des Zapfenjahres nur mehr oder weniger herabgesetzt wird.

Obgleich das Zapfenvorkommen also erhebliche örtliche Unregelmässigkeiten zeigt, so erfolgt, wie schon früher hervorgehoben wurde, in der Blütenbildung auch gegen die Waldgrenze hin keine nachweisbare Abschwächung; besonders schien die Stärke des weiblichen Blühens in den Jahren 1898, 1906, 1909, 1910 und 1911 in dem ganzen Untersuchungsgebiet eine sehr gleichmässige gewesen zu sein. Dies führt auf den Gedanken, dass die von verschiedenen Forstmännern (nach persönlichen Mitteilungen) öfters bemerkte strenge Lokalisation der Zapfenbildung auf gewisse Gegenden[1]) und das auf oft eng umgrenzte Flächen beschränkte auffallend häufige oder abweichend spärliche Vorkommen der Zapfen in vielen Fällen, wenn auch nicht in allen, aus Einflüssen der Witterung auf die jungen Zapfenanlagen, besonders in den kritischen Herbst- oder Frühjahrsperioden, und nicht aus örtlichen Schwankungen in der weiblichen Blütenbildung zu erklären ist. Wie es sich hiermit auch verhalten mag, so dürfte doch allgemein bekannt sein, wie lokal die Fröste auftreten können[2]). Es liegt also z. B. nichts Unannehmbares darin die recht scharf gezeichnete Nordgrenze des Zapfenjahres nach dem Blühen 1907 in der angedeuteten Weise zu erklären, zumal da ein ähnliches Verhalten für das Jahr 1902 sicher festgestellt wurde. Im allgemeinen werden wohl die Fröste wie die Witterungsverhältnisse überhaupt weiter nach den polaren und den alpinen Waldgrenzen immer kritischer und begrenzen wohl im vorliegenden Falle in erster Linie das Vordringen der

[1]) Blomqvist, A. G. hat dieselbe Erscheinung in schwächeren Zapfenjahren beobachtet (Tallen, S. 68): „Under de år som ligga emellan de rika fröåren — — — kan fruktifikationen vara märkbart olika i trakter, som äro belägna endast några mil från hvarandra."

[2]) Andersson, G. (Om talltorkan i öfra Sverige våren 1903, S. 449) weist z. B. nach, dass die Kieferndürre im Frühjahr 1903 im grossen ganzen auf Norrland beschränkt war, dass sie aber dort in verschiedenen, z. T. ziemlich eng begrenzten Gebieten mit sehr verschiedener Intensität auftrat.

Zapfenbildung gegen Norden; wenigstens die Jahre 1902, 1907 und 1910 liefern unzweifelhafte Beispiele dafür, dass bisweilen eine Nordgrenze der Zapfenentwicklung entstehen kann, während eine solche in der Blütenbildung selbst von mir nicht beobachtet worden ist. Ich habe aber im Jahre 1910 auch das Gegenteil konstatiert, nämlich dass scharfe Herbstfröste in den südlichen Teilen des Untersuchungsgebietes die krautartige Bodenvegetation schon längst vernichtet hatten, während an der äussersten Waldgrenze noch lange Zeit günstige Witterungsverhältnisse herrschten; das später erwähnte Verhalten der im Jahre 1899 angelegten Zapfen dürfte in einer derartigen Erscheinung seine Ursache haben. Die Begriffe Zapfenjahr und weibliches Blütejahr müssen allerdings künftig immer auseinander gehalten werden.

b. Zapfenjahre.

Die jährlichen Schwankungen der Zapfenproduktion können mit recht grosser Sicherheit ziemlich weit zurückverfolgt werden. Dies wird dadurch ermöglicht, dass die Zapfen der lappländischen Kiefer wenigstens teilweise sehr lange an den Bäumen sitzen bleiben[1]). Die ältesten von mir mit Genauigkeit auf ihr Alter bestimmten Zapfen stammen aus dem weiblichen Blütejahre 1875 und waren im Sommer 1910 somit etwa 35 Jahre alt. Zapfen aus so fernen Zeiten sind jedoch zu selten, um die Bildung einer bestimmten Auffassung über die damalige Zapfenproduktion zu erlauben. Anfang und Mitte der 1880-er Jahre ausgebildete Zapfen wurden auch äusserst selten angetroffen. Etwa vom Jahre 1887 an sind die noch festsitzenden Zapfen allgemei-

[1]) Schroeter, A. hat (Das Pflanzenleben der Alpen, S. 76) bei der Bergföhre beobachtet, dass die Zapfen manchmal sehr lange am Stamm sitzen bleiben: „wir fanden solche am Hauptstamm bis zum 21. Jahrestrieb von oben herab".

Holmgren, A. (Bidrag till kännedomen om norra Jämtlands Fjällskogar) erwähnt (S. 224), dass die Fichtenzapfen in höheren Lagen länger am Baume sitzen bleiben als in niedrigeren: „Som bekant sitta fjällgranens kottar efter fröfällningen kvar på trädet under en betydligt längre tid än hvad fallet är beträffande låglandsgranen."

ner zu finden, und schon in den 1890-er Jahren lässt sich die Produktivität der Zapfenbildung mit Sicherheit beurteilen. Es war ursprünglich meine Absicht durch Bestimmung des Alters der noch festsitzenden Zapfen die Jahresunterschiede in der Zapfenproduktion der vergangenen 30 Jahre (1880—1910) so genau wie möglich festzustellen sowie auch die örtlichen Schwankungen der Zapfenbildung klarzulegen. Es erwies sich jedoch bald, dass die weniger ausgeprägten Zapfenjahre, besonders die etwas älteren derselben, zu spärliches Material lieferten, um ein dieser recht umfassenden Arbeit entsprechendes Resultat erwarten zu lassen. Die in verschiedenen Teilen von Enare gemachten diesbezüglichen Notierungen werden darum einfach zusammengefasst und unten tabellarisch mitgeteilt. Links sind die weiblichen Blütejahre, aus denen die Zapfenbildung hervorgegangen ist, angegeben. Dann folgen die Angaben über die Zahl der Individuen, an denen die Zapfen aus den betreffenden Jahren beobachtet wurden. In der letzten Kolumne wird die Anzahl der an diesen Bäumen auf ihr Alter bestimmten Zapfen mitgeteilt. Aus den sehr reichen Zapfenjahren[1]) 1898 und 1895 wurden die Zapfen nur in zufälliger Menge mitgenommen, indem sie nur dann Berücksichtigung fanden, wenn an demselben Baume auch Zapfen aus irgend einem nahestehenden Zapfenjahre vorkamen und die Prüfung dann auf eine grosse Anzahl von Zapfen — die sich meistens als den besprochenen beiden Jahren angehörig erwiesen — ausgedehnt wurde. Die Produktivität der Jahre 1898 und 1895 ist also in der Tabelle weit unterschätzt, denn aus den übrigen wurden alle Zapfen notiert, die nur gefunden werden konnten. Das Zapfenvorkommen nach den Blütejahren 1909 und 1906 wurde bei der Bestimmung des Alter der Zapfen weggelassen; die Schwankungen der Zapfenproduktion in den letzten Jahren entsprechen übrigens denjenigen der schon behandelten weiblichen Blütenbildung und sind deshalb hier von keinem besonderen Interesse.

[1]) Als „Zapfenjahr" wird im Folgenden immer das Blütejahr angegeben, aus dem die Zapfen stammen.

Blütejahr	Anzahl Bäume	Anzahl Zapfen
1909	—	—
1908	40	74
1907	54	107
1906	—	—
1905	16	42
1904	5	17
1903	2	3
1902	18	27
1901	6	8
1900	5	6
1899	46	138
1898	(482)	(2506)
1897	51	72
1896	6	6
1895	(131)	(400)
1894	4	4
1893	0	0
1892	0	0
1891	59	89
1890	19	23
1889	2	2
1888	8	8
1887	43	96
1886	2	2
1885	0	0
1884	8	15
1883	2	4
1882	0	0
1881	0	0
1880	3	6
1875	3	3

Selbstverständlich können die für die späteren Jahre erzielten Zahlen mit den für die älteren Zeiten erhaltenen nicht unmittelbar verglichen werden, denn das Zapfenvorkommen wird ja wegen des allmählich fortschreitenden Abfallens der Zapfen gegen die früheren Zeiten immer spärlicher. Nur ganz dicht auf einander folgende Jahre können in der Tabelle unmittelbar mit einander verglichen werden. Noch eine andere Erscheinung beeinträchtigt die Beurteilung der Schwankungen der Zapfenproduktion. Die in gewissen Jahren entwickelten Zapfen

scheinen nämlich viel leichter abzufallen als die in anderen Jahren ausgewachsenen, sie entziehen sich also schon früh der Beobachtung, und bei der alleinigen Berücksichtigung der zurückgebliebenen Zapfen wird die Zapfenproduktion unterschätzt. So hafteten z. B. die nach dem Blühen 1908 herangewachsenen Zapfen ausserordentlich locker an den Trieben, und schon 1910 waren sie fast ganz abgefallen; im Sommer 1911 waren sie nach meinen gelegentlichen Beobachtungen kaum mehr an den Bäumen zu finden. Auch die im Jahre 1907 angelegten Zapfen waren ziemlich lose an den Trieben befestigt. Im Gegensatz hierzu waren die Zapfen aus dem Jahre 1905 in der Regel noch 1910 zum grössten Teil an den Bäumen sitzen geblieben.

Infolge der eben erwähnten Umstände ist eine richtige Beurteilung der Produktivität der Zapfenjahre schwierig. Betreffs der Hauptzüge der jährlichen Schwankungen der Zapfenbildung kann man jedoch der Tabelle trauen, besonders da die dort angeführten Angaben durch meine unmittelbaren Beobachtungen bestätigt wurden.

In den letztvergangenen 25 Jahren ist 6 mal eine sehr reichliche Zapfenbildung eingetreten, nämlich nach dem Blühen 1909, 1906, 1898, 1895, 1891 und 1887. Eine örtlich nicht unbeträchtliche Zapfenbildung kann noch für die 4 Jahre 1907, 1899, 1897 und 1890 notiert werden, wenn diese Jahre auch keineswegs als „Zapfenjahre" im gewöhnlichen Sinn bezeichnet werden können. Nebenbei ist das Jahr 1902 zu nennen, wo die Zapfen in ihrer Entwicklung gehemmt wurden.

Unsichere Andeutungen früherer Zapfenjahre liegen aus 1884, 1880 und 1875 vor; aus diesen drei Jahren und besonders aus dem Jahre 1884 habe ich mehr Zapfen gefunden, als in der Tabelle angegeben sind, die Fälle wurden aber leider nicht notiert. Für den Winter 1885—1886 wurde von dem Forstmeister des Reviers in seinem Jahresbericht an die Forstdirektion — die im forstlichen Archiv aufbewahrten diesbezüglichen Angaben sind sonst äusserst unzuverlässig — eine ausserordentlich gute Samenproduktion angegeben, also nach dem Blühen 1884, was mit meinen Beobachtungen übereinstimmt und denselben noch eine gewisse Stütze verleiht.

Während sich die ausgeprägten Zapfenjahre mit etwa gleicher

Stärke über das ganze Gebiet hin geltend machen, scheinen in den weniger produktiven Jahren recht bedeutende örtliche Verschiedenheiten vorzuliegen[1]). Die Begrenzung des Zapfenvorkommens gegen Norden nach den Blütejahren 1910, 1908 und 1907 wurde schon erwähnt. In den Gegenden beiderseits des Patsjoki-Flusses östlich des Enare-Sees waren Zapfen aus dem Blütejahre 1897 nicht besonders selten, wurden aber anderwärts nur ganz vereinzelt gefunden. Recht eigentümlich verhielten sich die im Jahre 1899 angelegten Zapfen, welche an der äussersten Waldgrenze und auch sonst nördlich von dem Enare-See weit allgemeiner angetroffen wurden als in den südlicheren Teilen des Gebietes, wo sie fast ganz vermisst wurden. Die Ursachen dieser örtlichen Schwankungen habe ich oben zu erklären versucht, ohne Verschiedenheiten in der Blütenbildung annehmen zu brauchen.

Die Zapfenbildung scheint sich auf weiten Strecken an der Waldgrenze in Fennoscandia ganz ähnlich verhalten zu haben. Im Frühjahr 1910 notierte ich in den im nördlichsten Schweden gelegenen Kirchspielen Jukkasjärvi und Karesuando ein reichliches Vorkommen von Zapfenanlagen nach dem Blühen 1909, und die älteren Zapfen stammten hauptsächlich aus den Jahren 1906 und 1898. Das Jahr 1895 verhielt sich etwa ebenso wie in Enare. Die im Jahre 1902 gebildeten Zapfenanlagen waren wie dort vertrocknet oder es waren auch die sehr selten angetroffenen Zapfen nur als ganz unentwickelte Bildungen zu bezeichnen[2]). Zapfen aus dem Jahre 1907 fanden sich spärlich vor; etwas südlicher aber, z. B. in der Nähe von Wittangi, wurden sie nicht selten beobachtet. Das Jahr 1908 hatte nur zu einer ausserordentlich spärlichen Zapfenbildung Anlass gegeben, während Zapfen aus den Jahren 1905, 1904, 1903, 1901, 1900, 1899, 1897 und 1896 wohl kaum gesehen wurden. Also liegt hier wenigstens in allgemeinen Zügen eine

[1]) Vgl., S. 116, die ganz übereinstimmende Erfahrung Blomqvists.

[2]) Schotte, G. (Kott- och frötillgången under säsongen 1903—1904. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1904, S. 102) erwähnt, dass Zapfen nach dem Blühen 1902 in ganz Norrland reichlich zu finden waren, mit Ausnahme der höher gelegenen Gegenden sowie der Gebiete in der Nähe der polaren Waldgrenze (? „fjällandet").

schlagende Übereinstimmung mit den für Enare angegebenen Verhältnissen vor[1]).

Die ausgesprochenen reichen Zapfenjahre der Kiefer sind in dem untersuchten Gebiete und wahrscheinlich längs der ganzen polaren Waldgrenze von Fennoscandia durch 3—4-jährige Intervalle von einander getrennt; nur in einem Falle betrug das Intervall wegen der Hemmung der Zapfenentwicklung (1902) acht Jahre (1898—1906). Ein Vergleich mit der Zapfenproduktion während der letzten Zeit in den südlicheren Teilen von Fennoscandia ist nicht ohne Interesse. Ich werde hier kurz die schwedischen Verhältnisse referieren[2]). Nach dem weiblichen Blühen 1909, 1898 und 1895 traten Zapfen in ganz Schweden reichlich auf, ebenso nach dem Jahre 1907, wo auch in den südlichsten Teilen von Enare eine nicht unbeträchtliche Zapfenbildung erfolgte. Auf das in ganz Schweden intensive weibliche Blühen 1902 trat dort eine reiche Zapfenproduktion ein, an der polaren Waldgrenze dagegen nicht. Hier kommt aber, im Gegensatz zu den südlicheren Teilen von Schweden, eine ausserordentlich reiche Zapfenbildung nach dem Blühen 1906 hinzu. *Die Zapfenjahre sind also in den letzten 15 Jahren an der polaren Waldgrenze nicht seltener gewesen als in den südlicheren Teilen von Skandinavien, fallen aber nur zum Teil*

---

[1]) 1887 war nach Kihlman (Pflanzenbiologische Studien in Russisch Lappland, S. 235) auch in Russisch-Lappland (Halbinsel Kola) ein reiches weibliches Blütejahr.

[2]) Nach Angaben von:

Schotte, G. Kott- och frötillgången innevarande säsong. Skogsvårdsföreningens Tidsskrift 1903.

— „ — Kott- och frötillgången under säsongen 1903—1904.

Maass, Alex. Tillgången på tall- och grankott hösten 1905. Skogsvårdsföreningens Tidsskrift 1906.

— „ — Tillgången på tall- och grankott i Sverige hösten 1906. Ibidem 1906.

— „ — Tillgången på tall- och grankott i Sverige hösten 1907. Ibidem 1907.

— „ — Tillgången på tall- och grankott i Sverige hösten 1908. Ibidem 1909.

Schotte, G., Skogsträdens frösättning hösten 1909.

— „ — Skogsträdens frösättning hösten 1910.

— „ — Skogsträdens frösättning hösten 1911.

Örtenblad, Th. Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna.

— „ — Om den högnordiska tallformen.

Holmerz und Örtenblad, Om Norrbottens skogar.

Sylvén, N. Om könsfördelningen hos tallen.

mit einander zusammen[1]). Die aus den oben zitierten Arbeiten entnommenen Angaben werden unten in einer Übersicht zusammengefasst, um den Vergleich mit den für Enare festgestellten Verhältnissen zu erleichtern:

Blüte-jahr:	Reichlichkeit der Blütenbildung und der Zapfenproduktion:
1883	Keine Zapfenbildung in Norrbotten.
1884	Reiche Blütenbildung.
1885	Ziemlich viel ♀-Blüten.
1886	♀-Blüten sehr selten.
(1887)	?
1888	Ziemlich viel ♀-Blüten.
— —	— — — — — — —
1893	Schwache Blütenbildung.
1894	Zapfen spärlich in d. südl. u. mittl. Teilen Schwedens.
1895	Reiches Zapfenjahr in den meisten Gegenden.
1896	Kein Zapfenjahr.
1897	Nur spärlich Zapfen.
1898	Zapfenjahr, nicht sehr reich.
1899	Kein Zapfenjahr.
1900	Zapfen nur in geringer Menge.
1901	Zapfen hie und da, insbes. in d. mittl. Teilen Schwedens.
1902	Reiches Zapfenjahr, bes. in d. nied. Teilen Norrlands.
1903	Blütenbildung schwach.
1904	Geringes Zapfenvorkommen.
1905	Schwaches Blühen; äusserst spärlich Zapfen.
1906	Schwaches Blühen; Zapfen spärlich.
1907	Zapfen ziemlich reichlich — stellenweise reichlich in Norrland, spärlich in den südl. und mittl. Teilen Schwedens.
1908	Blütenbildung schwach; Zapfen spärlich.

[1]) Blomqvist, A. G. äussert sich in ähnlicher Weise (Tallen, S. 68): „I nordliga Finland tyckas de åtminstone icke alltid hafva inträffat samtidigt med dem i mellersta delarna af landet."

1909 Ziemlich reiche Blütenbildung und Zapfenproduktion, insbesondere in den nördlichen Gegenden.
1910 Schwache — keine Blütenbildung; Zapfen wenig — fehlend.
1911 Schwache Blütenbildung.

II. Variabilität der Zapfenqualität.

Als Exponenten der Zapfenqualität werden im Folgenden nur die Zapfenlänge und die relative Anzahl der geöffneten und geschlossenen Zapfen berücksichtigt. Die Beurteilung der qualitativen Verschiedenheiten der Zapfen verschiedener Jahre oder je nach der Lage zur Waldgrenze — die zwei Hauptzwecke, welche den Gegenstand der Untersuchung bildeten — sind aber durch gewisse Umstände beeinträchtigt. Am meisten bewirken die Einflüsse der Standortsbedingungen[1]) sowie die sehr auffälligen individuellen Erscheinungen manche Schwierigkeiten sowohl bei dem Einsammeln des Materials wie bei der späteren Wertschätzung der Resultate. Ich habe deswegen Ursache bei den angedeuteten Verhältnissen ein wenig zu verweilen.

Da die Erörterung des Einflusses der Standortsverschiedenheiten auf die Zapfenqualität eigentlich nicht meiner Aufgabe angehören, werde ich zur Beleuchtung der Darstellung nur einzelne Beispiele heranziehen.

Die Moore zeichnen sich durch eine weit kleinere Zapfenlänge aus als die trockenen Böden. So z. B. wurden aus der Patsjoki-Gegend Kiefernzapfen aus dem Jahre 1906 teils auf einem *Ledum palustre-Betula nana*-Moore und teils auf einer in dem Moore befindlichen Insel, wo der Boden trocken und stark steinig war, gesammelt. Die Zapfenmessungen ergaben Folgendes:

[1]) *Schotte, G.* (Tallkottens och tallfröets beskaffenhet skördeåret 1903—1904) schreibt (S. 167): „Tallkottens — — storlek varierar efter lokalens beskaffenhet, trädens mer eller mindre fria ställning samt framför allt med hänsyn till trädens ålder." Statistisch wird die Sache jedoch nicht dargelegt.

Standort	Sa. Zapfen	Mittl. Länge mm
Trockener Boden	200	32.4 ± 0.2
Moorboden . . .	75	25.5 ± 0.6

Die Differenz zwischen den mittleren Zapfenlängen beträgt nicht weniger als 6.9 mm oder 27.1 % des kleineren Wertes. Das auf den Mooren gesammelte Material ist bei der späteren Darstellung weggelassen.

Wie auch sonstige edaphische Unterschiede auf eng begrenzten Flächen die Zapfenentwicklung beeinflussen können, zeigt das Verhalten der jungen Kiefern an den Lokalitäten N:o 5 und 6, deren abweichende Blütenbildung schon früher erwähnt worden ist. Die nach dem Blühen 1906 ausgewachsenen Zapfen, die sämtlich eingesammelt wurden, verhielten sich nämlich folgendermassen:

Lokalität	Sa. Zapfen	Mittl. Länge mm	% geschlossen
5	1256	30.161 ± 0.097	54.7 ± 1.4
6	931	34.666 ± 0.155	8.5 ± 0.3

In der Zapfenlänge besteht eine durchschnittliche Differenz von 4.505 ± 0.183 mm, die den früher genannten ein wenig nachsteht, aber doch recht bedeutend ist. Während in dem ersten Beispiel sowohl die kleinen aus dem Moore stammenden Zapfen als auch die grösseren an dem trockenen Standorte gesammelten sich nahezu alle geöffnet hatten, tritt hier ein ausgesprochener Unterschied zwischen den Prozentzahlen der geschlossenen Zapfen auf (46.2 %). An der Lokalität N:o 6, wo die mittlere Zapfenlänge grösser war, ist die Prozentzahl der geschlossenen Zapfen sehr gering, während sie an der anderen mehr als die Hälfte des Gesamtmaterials ausmacht.

Zwischen offenen Beständen des trockenen Waldbodens lassen sich oft schon okulär bedeutende Unterschiede in der Zapfenqualität

sicher beobachten. In meinen Standortsnotizen wird für ein steriles Geröllgelände in der Nähe der Waldgrenze angegeben, dass die an den Kiefern sehr spärlich vorhandenen Zapfen aus dem Jahre 1906 alle sehr klein und dabei geschlossen waren; für einen stark steinigen Standort mehr südwärts wurde dieselbe Bemerkung notiert. Auf ebenem Sandboden, nahe der erstgenannten Stelle, trugen von 118 Kiefern 53 oder 45 Prozent nur geschlossene und dabei kleine Zapfen, während der Rest mehr oder weniger reichlich offene Zapfen, nur einzelne Individuen jedoch solche von grösseren Dimensionen entwickelt hatten. Anderwärts wurde eine weit bessere Zapfenqualität durch Messungen festgestellt. Alle diejenigen Bestände, die wegen der spezifisch ungünstigen Standortsbedingungen schon unmittelbar eine starke Herabsetzung der Zapfenqualität bemerken lassen, sind bei der Beurteilung der jährlichen und örtlichen Schwankungen der Zapfenqualität selbstverständlich ausser Rechnung gelassen worden. Das Richtigste wäre jedoch gewesen die Messungen nur auf einen bestimmten, leicht gekennzeichneten, geologisch einheitlichen Standort — am liebsten auf die horizontalen, ebenen Sandböden — zu beschränken, was jedoch leider nicht geschah.

Es scheinen besonders zwei Umstände die Wertschätzung der Unterschiede der Zapfenqualität zwischen der äussersten Waldgrenze und den inneren Teilen des Gebietes zu erschweren. Bei beschränkter Lichtzufuhr und dichterem Bestandesschluss wird nach meinen Beobachtungen die Zapfenlänge und die relative Menge der geöffneten Zapfen reduziert. Während die Angaben für die Waldgrenzgegenden sich ohne Ausnahme auf offene Bestände beziehen, welche dort vorherrschen, wurden die Zapfen in den südlicheren Teilen des Gebietes (Patsjoki-Gegend) auch an in mehr gedrängter Stellung gewachsenen Kiefern gesammelt. Der klimatisch bedingte Unterschied in der Zapfenqualität zwischen der äussersten Waldgrenze und dem inneren Gebiete des zusammenhängenden Waldes wird also in meinem Material unterschätzt. Diese Unterschätzung ist aber in der Wirklichkeit noch grösser. Dies wird bei der Berücksichtigung des zweiten Umstandes klar.

Schon an vielen dem Winde ausgesetzten Ufern des Enare-Sees macht sich eine Herabsetzung der Zapfenqualität bemerkbar. Noch deutlicher lässt sich dies an den dem Winde stark exponierten Lokalitäten an den Waldgrenzen beobachten. Recht interessant ist in dieser Hinsicht das Verhalten der letzten Baumkrüppel auf den höheren Bergen. Die schwach vegetierenden Kronen trugen nur spärlich nach dem Blühen 1906 gebildete Zapfen, welche durchgehends geschlossen und meistens nur rudimentär entwickelt waren. Die Länge war höchst unbedeutend und betrug in keinem der beobachteten Fälle mehr als 24 mm. An den basalen, öfters breit spalierförmig an den Boden angedrückten Zweigen, die dem Einfluss der Winde weniger ausgesetzt sind und meistens kräftig entwickelt waren, erreichten die Zapfen, welche hier recht allgemein geöffnet waren, eine mittlere Länge von 28—36 mm. Ein ganz analoger Unterschied besteht zwischen den Bäumen, deren Virulenz normal und denjenigen, deren Virulenz — nach der schwächlichen und dürftigen Entwicklung der Krone, deren Gipfel und nördliche Hälfte oft ganz dürr sind, zu urteilen — herabgesetzt ist. Bäume mit sehr herabgesetzter Virulenz bilden an den äussersten Waldgrenzen das Hauptkontingent vieler Bestände und tragen nur spärliche und dabei meistens geschlossene und kleine Zapfen. Bei den Zapfenuntersuchungen wurden jedoch nur Bäume eines frischeren Wuchstypus als Material verwendet. Der Mittelwert der Zapfenlänge sowie die Prozentzahl der geöffneten Zapfen an der Waldgrenze ist also unten als zu hoch zu betrachten, und aus den dort mitgeteilten Angaben lässt sich somit nur der Minimalbetrag der fraglichen Differenz zwischen der Zapfenqualität an der Waldgrenze und derjenigen der inneren Teile des Waldgebietes bestimmen. — Meine Absicht die Zapfenqualität der geschwächten Bäume später für sich zu berücksichtigen konnte wegen Mangels an Zeit nicht ausgeführt werden, was um so mehr zu bedauern ist, da die herabgesetzte Virulenz eine ganz allgemeine Folgeerscheinung der verheerenden Waldbrände und der in nahezu allen Waldgrenzgegenden des Gebietes vorgenommenen verwüstenden Abholzungen ist.

Ehe die Individualität in der Zapfenentwicklung der Bäume in Betracht gezogen wird, mag der Einfluss des Alters auf die Zapfenqualität kurz besprochen werden. Die Zapfen aus den verschiedenen Altersklassen können ja bei den Bestimmungen der jährlichen und örtlichen Schwankungen der Zapfenqualität nicht ohne weiteres in den wechselnden Proportionen, in denen sie gemessen wurden, zusammengebracht werden. Das Material wurde nur in Beständen, deren Alter genau bekannt war, gesammelt, und zwar habe ich mich an drei verschiedene Alterskategorien, an eine etwa 60-jährige, eine etwa 150-jährige und eine 250—350-jährige, gehalten. Bei unmittelbarer Beobachtung war keine Entscheidung möglich, ob und wie die normal vegetierenden verschiedenalterigen Kiefern, von den 60-jährigen an bis zu den 350-jährigen, irgendwelche Unterschiede in der durchschnittlichen Zapfenlänge aufweisen. Erst für sehr alte Individuen kann mit Bestimmtheit ausgesprochen werden, dass die Zapfenlänge stark verkleinert wird, was selbstverständlich nicht auf den Einfluss des Alters selbst zurückgeführt werden kann, sondern nur auf die schon herabgesetzte Lebenstätigkeit im allgemeinen, wie der meistens kränkliche Habitus des Baumes schon andeutet. Die Zapfen einer etwa 650-jährigen Kiefer (in der Patsjoki-Gegend) nach dem Blühen 1906 erreichten eine mittlere Länge von nur 16 mm, und kaum ein einziger mass mehr als 20 mm. Ein berechtigter Vergleich zwischen den Altersklassen kann natürlich nur an demselben Standort stattfinden, und auch dann nur, wenn die Bäume dem Lichte gleich exponiert sind. Diese Bedingungen sind an vier von mir untersuchten Lokalitäten annäherungsweise erfüllt gewesen. Die erzielten Werte finden sich unten; die Zapfenlänge ist hier, wie immer, in Millimetern angegeben.

Lokalität N:o	250—350-jährige Kiefern			150-jährige Kiefern			60-jährige Kiefern		
	Sa. Zapfen	Mittl. Länge	% geschlossen	Sa. Zapfen	Mittl. Länge	% geschlossen	Sa. Zapfen	Mittl. Länge	% geschlossen
22	2626	23.878 ± 0.089	65.5 ± 0.9	1360	24.668 ± 0.164	35.3 ± 1.3	554	25.097 ± 0.226	55.6 ± 2.1
5	1896	29.961 ± 0.103	40.7 ± 1.1	3706	34.147 ± 0.086	58.8 ± 0.8	1256	30.161 ± 0.097	54.7 ± 1.4
4	200	32.400 ± 0.214	2.5 ± 1.1	—	—	—	110	29.773 ± 0.286	0
1	330	28.985 ± 0.177	0	456	34.498 ± 0.175	0	—	—	—

Obwohl das Material nicht zu bescheiden ist, können aus den erzielten Mittelwerten keine bestimmten Schlüsse gezogen werden. In N:o 22 verhalten sich die Altersklassen ziemlich gleich. In N:o 5 und 1 sieht es aus, als wäre die Zapfenlänge der 150-jährigen Bäume am grössten, denn die Differenzen sind nicht unbeträchtlich. Die endgültige Entscheidung der Frage scheint ein ausserordentlich grosses, mit ganz spezieller Sorgfalt ausgewähltes Material zu verlangen [1]). Für den vorliegenden Zweck genügt es aber zu konstatieren, dass die Altersklassen bei der Beurteilung der Verschiedenheiten der Zapfenqualität der einzelnen Jahre sowie des Unterschiedes zwischen der Waldgrenze und dem zusammenhängenden Walde hier kaum gesondert berücksichtigt zu werden brauchen.

In der Tabelle treten trotz dem nicht sehr unbeträchtlichen Material deutliche Unregelmässigkeiten hervor. Ich schreibe dies zum grossen Teil auf die Rechnung der individuellen Verschiedenheiten der Bäume in Betreff der Zapfenqualität. Wegen des beim Einsammeln der Zapfen angewandten Verfahrens haben diese individuellen Erscheinungen in der Zapfenentwicklung wahrscheinlich einen erheblichen Einfluss auf die Resultate ausgeübt. In der Überzeugung, dass die Quantität des Materials den Einfluss der individuellen Verschiedenheiten paralysieren würde, wählte ich nicht, wie dies doch hätte geschehen müssen, eine begrenzte Maximalzahl der Zapfen von jedem Baume aus, sondern ganz jenachdem wie reichlich die Zapfen zu finden waren. Einige wenige reichlich zapfentragende Bäume, deren Zapfenqualität vom Mittel einseitig abwich, können deshalb vielleicht schon eine deutliche Verschiebung des Mittelwertes bewirkt haben. Die Bedeutung der bezeichneten Sachlage wird bei Berücksichtigung der Grösse der individuellen Abweichungen noch mehr einleuchten. Ich habe an einer Menge von Kiefern alle aus verschiedenen Jahren noch

[1]) *Schotte, G.* (Tallkottens och tallfröets beskaffenhet skördeåret 1903—1904, S. 188) erwähnt, dass die Grösse der Zapfen mit steigendem Alter der Bäume abnimmt; in einem späteren Aufsatz (Samla tallkott innevarande vinter. Skogsvårdsföreningens tidsskrift 1909, S. 123) sagt er: „Nyare undersökningar hafva — — gifvit vid handen, att medelålders träd i allmänhet lämna de största kottarna." Beweise werden jedoch nicht geliefert.

festsitzenden Zapfen gemessen. Aus den diesbezüglichen Ergebnissen will ich nur das für einen orientierenden Überblick Notwendigste herausheben und beschränke mich ausschliesslich auf das Verhalten der im Jahre 1906 angelegten Zapfen.

Wie die Länge der Zapfen der an einer und derselben Lokalität (N:o 2) aufgewachsenen Bäume wechselt, zeigen die drei unten angeführten Beispiele, welche jedoch keineswegs Extreme repräsentieren.

Zapfenlänge, Millimeter																															Sa. Zapfen
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	
																				4	4	6	8	6	8	12	6	4	1	2	61
		2	3	4	3	8	11	19	17	20	39	27	30	32	22	17	6	3	3	2	1	2									271
2	1	2	18	28	35	57	62	70	39	44	44	25	14	5	3																451

Obgleich die Variationsweite erheblich ist, erreichen die maximalen Zapfenlängen des dritten Individuums die minimalen des ersten nicht, und auch in den beiden letzteren Fällen, wo die Variantenzahl recht gross ist, zeigt schon die Variantenverteilung an und für sich recht deutlich, wie scharf die Individualität der Bäume die Zapfenentwicklung ausprägt. Die oberste Zeile gibt einen Mittelwert von etwa 38.5 mm, die unterste einen solchen von annähernd 22 mm. An derselben Lokalität wurde noch ein Baum beobachtet, dessen kleinste Zapfen 45 mm massen, während das Maximum 52 mm und die mittlere Länge 48.9 mm betrug. Das früher erwähnte sehr alte Individuum zeigte eine mittlere Zapfenlänge von etwa 16 mm, und nur ganz einzelne der Zapfen betrugen mehr als 20 mm. Die beiden letztgenannten Fälle sind freilich schon extremer Natur, sie illustrieren aber doch gut, innerhalb wie weiter Grenzen die verschiedenen Individuen in Bezug auf ihre Zapfenlänge an derselben Lokalität und in einem und demselben Jahre variieren.

Die Prozentzahl der geschlossenen Zapfen an der eben besprochenen Lokalität wechselte bei den untersuchten Individuen zwischen 0 und etwa 60 %, doch ist es höchst wahrscheinlich, dass die Prozentzahl bei anderen Individuen noch viel höher stieg.

Die oben angeführten Beispiele beleuchten, wie sehr die Bestimmung der jährlichen und örtlichen Schwankungen der Zapfenqualität durch die ausserordentlich scharfe Individualisierung der Bäume in Betreff des Entwicklungsgrades (besonders der Länge) der Zapfen beeinträchtigt wird. Diese Individualisierung tritt in den gleichförmigsten Beständen auf. Von einander nahestehenden gleichalterigen Individuen mit habituell ganz demselben Wuchstypus kann in einem gegebenen Jahre das eine ausschliesslich geöffnete, das andere nur geschlossene Zapfen tragen, und bei den übrigen wechseln die Proportionen der offenen und der geschlossenen Zapfen in mannigfaltigster Weise. Nicht nur kann der eine Baum sehr kleine, sein Nachbar aber sehr grosse Zapfen ausbilden, sondern es kommt auch öfters vor, dass ein Individuum nur geöffnete Zapfen von sehr kleinen Dimensionen trägt, während ein anderes sich durch sehr grosse, dabei aber durchgehends geschlossene Zapfen auszeichnet. Überhaupt scheinen die Mengenverhältnisse zwischen den geöffneten und den geschlossenen Zapfen bei verschiedenen Individuen in keinerlei unmittelbaren einfachen Beziehungen zu den Zapfendimensionen zu stehen.

Die individuellen Abweichungen der Bäume bezüglich der Zapfenqualität bewirken eine erhebliche Steigerung der Variation des Gesamtmaterials. Der Einfluss dieser individuellen Variation geht aus einem Vergleiche zwischen dem Variabilitätskoeffizienten der Zapfenlänge des einzelnen Baumes mit demjenigen des Gesamtmaterials hervor. Erstens ist also die Variabilität der Zapfenlänge an denjenigen Individuen zu bestimmen, wo die Zapfen sämtlich gemessen wurden. Aus meinen recht umfassenden diesbezüglichen Beobachtungen will ich, da die Abweichungen zwischen den Koeffizienten der verschiedenen Individuen nicht sehr gross sind, unten nur die Ergebnisse der Messungen der Zapfen einiger weniger Bäume (von der Lokalität N:o 2) tabellarisch vorführen.

Die mittleren Zapfenlängen liefern noch Beispiele dafür, wie verschieden die Kiefern ihre Zapfen in einem und demselben Jahre und an derselben Lokalität ausbilden. Aber schon an dem einzelnen Baume ist die Zapfenlänge einer bedeutenden Variation unterworfen,

Baum N:o	Jahr	n	$M \pm m$	$\pm \sigma$	v
1	1906	104	33.067 ± 0.445	4.537	13.72
	1907	298	25.440 ± 0.142	2.452	9.65
2	1907	365	29.082 ± 0.145	2.760	9.49
3	1906	124	32.008 ± 0.393	4.363	13.64
4	1906	97	24.165 ± 0.240	2.367	9.80
5	1906	114	28.053 ± 0.295	3.156	11.25
6	1906	178	32.247 ± 0.239	3.183	9.86
	1898	172	34.465 ± 0.271	3.553	10.31
7	1906	271	25.753 ± 0.212	3.495	13.57
	1898	212	30.175 ± 0.289	4.216	13.97
8	1906	162	30.900 ± 0.235	2.986	9.66
	1898	246	30.797 ± 0.236	3.710	12.05
9	1906	177	31.571 ± 0.271	3.618	11.46
10	1906	451	21.916 ± 0.130	2.761	12.60
	1898	235	24.064 ± 0.226	3.454	14.35
11	1898	158	23.937 ± 0.225	2.837	11.85
12	1906	95	27.758 ± 0.316	3.077	11.09
	1898	89	24.146 ± 0.338	3.189	13.21
13	1906	273	33.923 ± 0.231	3.812	11.24
	1905	98	33.898 ± 0.242	2.399	7.08
14	1906	155	35.800 ± 0.267	3.310	9.25

indem die Standardabweichung oben zwischen ± 2.3 und ± 4.6 mm wechselt. Die relative Variation schwankt zwischen 7.08 und 14.35 Prozent. Diese beiden Zahlen bezeichnen übrigens die minimalen und maximalen Grenzwerte, die ich bis jetzt in der Zapfenlängenvariation des Einzelindividuums gefunden habe. Meistens hält sich die Variation zwischen 9.5—12 %. Als Durchschnittsmasse der absoluten und relativen Variation können die Mittelwerte der obigen Angaben benutzt werden; es ergibt sich bei der Berechnung:

$$\sigma = \pm 3.2969 \text{ Millimeter;}$$
$$v = 11.39 \pm 0.41 \text{ Prozent.}$$

Durch die Streuung der Zapfenlängenmittel der verschiedenen Bäume wird die Variation der Zapfenlänge an einer bestimmten Lokalität oder in einer gewissen Gegend noch grösser. Es wäre von Interesse gewesen die für die einzelnen Individuen an einer Lokalität

N:o	Zapfenlängen, Abweichungen vom Mittel Millimeter:	I	II	III	IV
21	−	—	—	—	1
20	−	—	—	—	2
19	−	—	—	—	14
18	−	—	—	—	21
17	−	—	—	—	26
16	−	—	—	—	53
15	−	—	—	—	94
14	−	—	—	6	194
13	−	4	13	247	
12	−	2	18	16	328
11	−	4	30	30	365
10	−	3	63	41	449
9	−	17	97	101	617
8	−	25	154	129	671
7	−	51	259	133	716
6	−	79	325	154	647
5	−	131	414	173	752
4	−	240	438	258	1028
3	−	327	453	339	1021
2	−	419	492	327	1052
1	−	472	430	297	1064
0		512	430	323	1113
1	+	485	450	389	1160
2	+	425	446	328	1051
3	+	322	416	276	1039
4	+	217	380	248	932
5	+	132	373	241	992
6	+	86	339	231	999
7	+	50	245	160	820
8	+	24	179	104	723
9	+	22	130	63	622
10	+	11	85.	47	470
11	+	5	80	50	322
12	+	3	40	37	341
13	+	—	30	10	168
14	+	—	26	11	127
15	+	-	19	9	64
16	+	—	6	9	39
17	+	—	—	3	28
18	+	—	—	—	22
19	+	—	—	—	8
20	+	—	—	—	2
21	+	—	—	—	—
22	+	—	—	—	1
23	+	—	—	—	1
Anzahl Zapfen:		4074	6858	4540	20240

erzielten mittleren Zapfenlängen in einer Variantenreihe darzustellen, um den Einfluss der Individualität der Bäume unmittelbar zu ermitteln und mathematisch zu bestimmen. Eine so umfassende Untersuchung konnte diesmal jedoch nicht stattfinden. Die Aufgabe muss deshalb auf den früher erwähnten Vergleich zwischen der Variabilität der Zapfenlängen des Einzelindividuums und derjenigen der an einer gewissen Lokalität gemessenen Zapfen beschränkt werden. Die Variantenreihen sind S. 110 mitgeteilt. N:o I bezieht sich auf die Zapfenlängenvariation des Einzelindividuums. Hier sind die für die einzelnen Bäume erzielten Reihen vereinigt, indem die dem Mittelwert am nächsten liegenden Klassen als Ausgangspunkte angenommen wurden. Da die wirklichen Mittelwerte bald rechts, bald links von der Mittelklasse fallen und die Reihen oft einige Schiefheit entweder in positiver oder negativer Richtung zeigen, so streuen sich die Varianten etwas mehr, als dies bei dem Einzelindividuen tatsächlich der Fall ist. Die Reihen II—IV beziehen sich auf die Längen der 1906-er Zapfen. II und III entsprechen den Lokalitäten 5 bezw. 22, und IV gibt einen Überblick der Ergebnisse aller an trockenen Standorten in Enare ausgeführten Zapfenmessungen.

Die Koeffizienten der absoluten und der relativen Variation der vier Reihen verhalten sich folgendermassen:

	$M \pm m$	$\pm \sigma$	v
I	—	3.2969	11.39
II	32.289 ± 0.063	5.2087	16.13
III	24.266 ± 0.077	5.1818	21.35
IV	29.073 ± 0.048	6.7865	23.34

Beim Vergleich mit dem Verhalten der Zapfenlängen des Einzelindividuums (I) zeigt die Lokalität II eine Steigerung des Variabilitätskoeffizienten um 42 %, die Lokalität III eine Steigerung um 87 %. Diese Steigerung ist eine Folge der individuellen Abweichungen in der Zapfenqualität der Kiefer. In der vierten Reihe, wo die Zunahme 105 % beträgt, sprechen die Verschiedenheiten zwischen den Standorten mit.

Die Schwierigkeit die örtlichen und jährlichen Schwankungen der Zapfenlänge sicher zu bestimmen beruht wohl einerseits auf der Variabilität des Materials, andererseits aber wechselt sie mit der absoluten Grösse der Unterschiede. Die fraglichen Unterschiede zwischen den mittleren Zapfenlängen betragen nun meistens nur wenige Millimeter. Die zu vergleichenden Mittelwerte rücken kaum je mehr auseinander als die Summe ihrer Standardabweichungen, und schon bei einem Unterschied von $^1/_2\ \sigma$ kann die Differenz als recht beträchtlich bezeichnet werden. Bei allen vergleichenden Untersuchungen über die Zapfenqualität ist daher ein sehr grosses, mit äusserster Sorgfalt ausgewähltes und homogenes Material die notwendige Voraussetzung eines befriedigenden Resultates. Die oben mitgeteilte Tabelle wurde nur als Illustration gegeben, um zu zeigen, wie sich die Sache stellt, wenn die standörtlichen Einflüsse auf die Zapfenlänge in einem gewissen Jahre klargelegt werden sollen. Die Zapfenlänge variiert an den erheblich von einander abweichenden Lokalitäten II und III derart, dass die Transgression eine ausserordentlich starke wird. Die oberste Zeile zeigt, dass schon die Zapfenlängen des einzelnen Individuums etwa die Hälfte der absoluten Variationsweite des ganzen in Enare gesammelten Zapfenmaterials aus dem Jahre 1906 decken.

Die notierten Zapfenlängen schwanken im Jahre 1906 zwischen 8 und 52 mm; ich habe gelegentlich auch erheblich grössere Zapfen (wenigstens bis 63 mm), die in demselben Jahre angelegt waren, beobachtet. In den südlichen Gegenden ist die mittlere Zapfenlänge ohne Zweifel eine grössere [1]). Um den Unterschied festzustellen, wird jedoch immer ein bedeutendes Zapfenmaterial erforderlich sein. Da die Standardabweichung nämlich bis auf etwa 7 mm steigt, transgredieren die Variantenreihen noch bei bedeutenden mittleren Differenzen sehr stark.

[1]) Hagemann, A. (Furuens Frøsætning og Konglernes Indsamling, S. 131) bemerkt, ohne die Sache mit Ziffern zu illustrieren: „De — — Kongler, der — — er indsamlede i Saltdalen — — har i Gjennemsnit vist sig at være mindre — — end de under normale Forholde synes at være sydpaa."

Örtenblad, Th. schreibt (Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna, S. 23): „kottarnas — — storlek aftager mot norr och vid ökad höjd öfver hafvet". Die Fichtenzapfen sollen sich (S. 36) ähnlich verhalten.

Wenn Schotte[1]) glaubt, dass er auf Grund eines zweifelsohne sehr heterogenen Materials von 10,000 über ganz Schweden hin ohne unmittelbare Kontrolle gesammelten Zapfen die gegen Norden fortschreitende Reduktion der Zapfenlänge sicher feststellen könne, so geht er, wie seine Resultate es auch deutlich zeigen[2]), irre. Dieses Material, so wie es gesammelt wurde, ist durchaus nicht, wie er meint, auch nur annäherungsweise zureichend. Die Messung von 10,000 Zapfen erlaubt kaum eine genaue Bestimmung des Unterschiedes zwischen nur zwei Gegenden, wenn das Material nicht streng homogen ist[3]).

[1]) Schotte, G. Tallkottens och tallfröets beskaffenhet skördeåret 1903—1904.

[2]) Er hat die mittleren Längen der Zapfen für Proben von je 100 Zapfen bestimmt. Diese Mittelwerte variieren natürlich bedeutend. Man darf sich darum nicht wundern, wenn er zu dem Schlusse kommt (l. c., S. 167): „Med hänsyn till kottarnas storlek kan man — — ej med bestämdhet säga, att den aftager mot norr", und weiter noch (S. 188) behauptet: „*Tallkottarnas storlek* är föga beroende af breddgraden". Diese Folgerungen sind jedoch nicht berechtigt. Aus seinem eigenen Material lässt sich nämlich das Gegenteil feststellen. Wenn die Angaben in seiner Tabelle I gruppenweise zusammengestellt werden, ergibt sich Folgendes:

Nördl. Breite	Anzahl Zapfen	Mittl. Zapfenlänge, Millim.
67° 5′—62° 45′	2500	31.6 ± 0.108
61° 55′—59° 5′	2700	35.4 ± 0.102
59°—56° 40′	4900	35.8 ± 0.077

Die mittleren Fehler sind aus $\sigma = 5.38172$ (vgl. S. 120) berechnet. Durch die Differenzbestimmungen:

$$(35.8 \pm 0.077) \div (31.6 \pm 0.108) = 4.2 \pm 0.133 \text{ und}$$
$$(35.8 \pm 0.077) \div (35.4 \pm 0.102) = 0.4 \pm 0.128$$

wird ein erheblicher Unterschied zwischen den Zapfenlängen der nördlichen und der südlichen Teile Schwedens festgestellt, während der Unterschied zwischen den mittleren und den südlichen Teilen nicht besonders gross und dabei recht unsicher ist (die Differenz ist nur etwa 3 mal grösser als der mittlere Fehler).

[3]) Örtenblad, Th. liefert (Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna, S. 23) einige Angaben über die Zapfenlänge in verschiedenen Teilen Schwedens:

Zapfenlänge, Millimeter in:	Max.	Min.
Vestergötland	65	20
Södra Norrland	57	18
Mellersta Norrland	46	16

Es gibt ja so viele Umstände, die das Ergebnis beeinträchtigen. *Beim Einzelindividuum besteht eine bedeutende Variation in der Zapfenlänge, die verschiedenen Bäume zeigen sehr grosse individuelle Abweichungen, das Alter übt wahrscheinlich auch eine Wirkung aus, allerlei Standortsbedingungen beeinflussen die Zapfenentwicklung in erheblichem Grade, und bei allen diesen Übelständen sind zu guter letzt die Jahresdifferenzen und die örtlichen Verschiedenheiten meistens verhältnismässig gering.*

III. Jährliche und örtliche Schwankungen der Zapfenqualität.

Da die Zapfenentwicklung voraussichtlich viel öfter an der Waldgrenze als in südlicheren Gegenden durch Frosteinflüsse gehemmt wird, so ist zu erwarten, dass die Schwankungen der Zapfenqualität dort bedeutender als anderswo sind. Weil der Zuwachs der Zapfen in die letzten Phasen der an der Waldgrenze sehr kurzen — Vegetationsperiode fällt, ist auch *a priori* anzunehmen, dass sich die Unterschiede in der Zapfenqualität zwischen dem Waldgrenzgebiete und den südlicheren Gegenden meistens als weit bedeutender herausstellen werden als die Differenzen in der Blütenbildung und der Zapfenproduktion, welche sich für das Verständnis der Biologie der Kiefer an der Waldgrenze schon als ziemlich belanglos erwiesen haben. Würde es sich herausstellen, dass die Zapfenqualität und die Samenqualität in Beziehungen zu einander stehen, so würde der Verfolgung der angedeuteten Aufgabe eine allgemeinere biologische Bedeutung zukommen, indem die Reproduktionsmöglichkeit der Kiefer an der Waldgrenze

Mittelwerte sind nicht angegeben. Auch fehlen Angaben über die Grösse des Untersuchungsmateriales, und ebenso wird nicht mitgeteilt, ob die Messungen sich auf ein und dasselbe oder auf verschiedene Jahre beziehen. Örtenblads Angaben haben darum keinen Wert, und seine Behauptung, dass die Zapfenlänge gegen Norden abnimmt, ist durch nichts bewiesen.

somit von der Zapfenentwicklung abhinge. Dass die Sache nicht ohne Bedeutung ist, wird sich bald zeigen.

Um die jährlichen Schwankungen der Zapfenqualität zu erforschen, war es ursprünglich meine Absicht ein grosses Zapfenmaterial aus den verschiedenen Jahren einzusammeln und zu messen. Diesen Gedanken gab ich jedoch auf, denn nur aus den produktivsten Zapfenjahren, 1909, 1906, 1898 und 1895 waren Zapfen in hinreichender Menge zu finden. Aus den übrigen Jahren kamen Zapfen so spärlich vor, dass eine Beurteilung der tatsächlichen Unterschiede nicht möglich war. Es kann jedoch lehrreich sein die gefundenen mittleren Zapfenlängen mitzuteilen. Die Zapfen stammen hauptsächlich von der Lokalität N:o 5, diejenigen nach dem Blühen 1908 und 1907 aber grösstenteils von N:o 6 bezw. N:o 10.

Jahr	*n*	*M*
1909	221	30.0
1908	167	28.5
1907	791	27.5
1906	6858	32.3
1905	195	36.0
1904	21	35.4
1902	30	19.8
1900	5	25.0
1899	95	21.1
1898	1540	29.4
1897	35	33.6
1895	222	32.3
1891	22	25.5
1890	23	34.8
1887	68	22.9
1884	12	25.0
1883	1	36.0
1880	2	21.5

Das Jahr 1898, wo die Anzahl der Individualfälle am grössten ist und nicht weniger als anderthalb tausend beträgt, zeigt einen Mittelwert, der um 3 mm kleiner ist als die mittlere Länge der im Jahre

1906 entstandenen Zapfen. Wie später dargelegt werden soll, ist es jedoch eine unbestreitbare Tatsache, dass die Zapfen von 1898 beträchtlich länger gewesen sind als die von 1906. Ebenso ergibt das Jahr 1895 denselben Mittelwert wie 1906, obwohl die Zapfen in der Tat noch länger waren als diejenigen nach dem Blühen 1898. Weiter wird für das Jahr 1908 eine höhere Zapfenlänge als für 1907 erhalten, was darauf zurückzuführen ist, dass die Zapfen zum grössten Teil von der Lokalität N:o 6 stammen, wo sie überhaupt sehr kräftig entwickelt waren und wo dem Jahre 1906 der Mittelwert 34.7 mm zukommt. An denselben Lokalitäten sind die 1908-er Zapfen immer merkbar kürzer als die Zapfen von 1907. Für die früheren Zapfenjahre kann die Ursache der relativ kleinen Mittelwerte darauf beruhen, dass die grössten Zapfen am ersten abfallen. Das Verfahren die Jahresdifferenzen in der Zapfenlänge so zu bestimmen erweist sich somit als nicht zuverlässig.

Besser lassen sich die jährlichen Schwankungen der Zapfenlänge beurteilen, wenn alle an den Bäumen noch festsitzenden Zapfen aus den verschiedenen Jahren gemessen und die für jeden Baum erhaltenen Mittelwerte verglichen werden. Auf diese Art habe ich auch eine Menge von Bäumen untersucht. Da aber die Messungen auf die Dauer sehr zeitraubend waren, konnte auf diese Weise kein hinreichendes Material gesammelt werden. Dazu waren noch die Zapfen aus den weniger produktiven Jahren so spärlich vorhanden, dass die mittleren Zapfenlängen nicht mit Sicherheit bestimmt werden konnten. Und schliesslich ist hier immer noch die Möglichkeit vorhanden, dass die Mittellängen der Zapfen älterer Jahre zu niedrig ausfallen, wenn nämlich, wie angedeutet, die grössten Zapfen am leichtesten abfallen. Ich lege darum auf diese Messungen kein besonderes Gewicht und begnüge mich mit dem Hinweis auf die S. 109 mitgeteilten Angaben. Die Bäume N:o 8 und insbesondere N:o 12 weichen von dem gewöhnlichen Verhältnis ab, indem die Zapfenlänge des Jahres 1898 kleiner ist als die des Jahres 1906. In zwei nicht in die Tabelle aufgenommenen Fällen zeigte das Jahr 1895 den kleinsten Mittelwert der drei Zapfenjahre 1906, 1898 und 1895, also ganz entgegengesetzt

dem normalen Verhalten. Da es immerhin möglich ist, dass diese Abweichungen wenigstens teilweise von der angedeuteten Erscheinung beim Abfall der Zapfen abhängen könnten, muss man auch auf diese Methode, als wenig zuverlässig, verzichten.

Nur ein Verfahren bei der Bestimmung der Jahresunterschiede in der Zapfenlänge hält, wenn richtig ausgeführt, die Kritik aus. Bei meinen Messungen aller noch festsitzenden Zapfen einzelner Bäume hat es sich herausgestellt, dass die Fähigkeit („Tendenz") die Zapfen bis zu einer gewissen Länge auszubilden, bei den Individuen längere Zeit hindurch annäherungsweise stabil bleibt. Dies findet z. B. bei einer Bestimmung der Korrelation zwischen den mittleren Zapfenlängen derselben Bäume in den Jahren 1906 und 1909 seine Bestätigung. Die Mittelwerte sind in der Korrelationstabelle unten in Klassen mit 3 mm Spielraum vereinigt; die Klassenwerte sind in Millimetern angegeben. Schon die Variantenverteilung zeigt ein sehr gesetzmässiges Verhalten:

		1909								
		20	23	26	29	32	35	38	41	Sa.
1906	26	1	2	2	—	—	—	—	—	5
	29	—	1	4	2	—	—	—	—	7
	32	—	—	5	6	2	—	—	—	13
	35	—	—	—	5	4	3	—	—	12
	38	—	—	—	1	1	3	—	—	5
	41	—	—	—	—	—	—	1	2	3
	Sa.	1	3	11	14	7	6	1	2	45

Obwohl die Untersuchung nur 45 Individuen umfasst, lässt sich die Korrelation mit erheblicher Genauigkeit bestimmen. Bei der Berechnung ergibt sich nämlich

$$r = +0.826 \pm 0.047.$$

Der mittlere Fehler ist ganz ohne Belang im Vergleich mit dem bedeutenden Wert des Koeffizienten. *Die Bäume zeigen also eine sehr*

feste Korrelation in der mittleren Zapfenlänge der verschiedenen Jahre. Die Variation der Zapfenlänge des Einzelindividuums innerhalb eines jeden Jahrganges ist aber höchst beträchtlich; sie wurde oben zu etwa $11.39\,^0/_0$ bestimmt. Diese individuelle Schwankung der Zapfenlänge scheint unzweifelhaft von dem inneren Zustande der Zweige abzuhängen. Dieser Zustand („Individualität") der Zweige hält sich während längerer Zeit annähernd konstant, denn *die an denselben Zweigen entwickelten Zapfen weisen eine ausserordentlich feste Korrelation bezüglich der Länge auf.* Der Korrelationskoeffizient steigt, wie in einer späteren Arbeit gezeigt werden soll, wenigstens bis $+0.9$. Wenn also der Unterschied in der Zapfenlänge zweier Jahren an einem Baume bestimmt werden soll, so geschieht dies am leichtesten und zugleich am sichersten so, dass an denselben Zweigen gebildete Zapfen mit einander verglichen werden. Damit ist auch ein vorzügliches Verfahren gegeben die Jahresdifferenzen der Zapfenlänge überhaupt an einem kleinen Material sehr sicher zu bestimmen. Man wählt aus jedem Baume nur einen oder einige wenige Zweige aus, woran Zapfen aus den zu vergleichenden Jahren zu finden sind. Aber nicht nur die Längenunterschiede der in verschiedenen Jahren ausgebildeten Zapfen lassen sich so ermitteln, sondern man kann, wenn die mittlere Zapfenlänge in einem einzigen Jahre durch Messungen an einem grossen Material für eine gewisse Gegend festgestellt ist, durch Interpolation für dieselbe Gegend geltende Zapfenmittellängen der übrigen Jahre ableiten, welche nicht nur relativ, sondern absolut den wahren Jahresmitteln der Zapfenlänge in der untersuchten Gegend annähernd entsprechen. Da die mittlere Länge der im Jahre 1906 gebildeten Zapfen durch sehr zahlreiche Messungen, so gut sich dies tun lässt, bestimmt wurde, so wurden die Zapfenmittellängen der übrigen Jahre auf den Wert für das Jahr 1906 (32.1003 mm) umgerechnet.

Im Verlauf der Sommer 1910 und 1911 habe ich in den inneren Teilen von Enare eine Menge Messungen an denselben Zweigen herangewachsener Zapfen ausgeführt. [1]) Erstens wurden die Verhältnisse

[1]) Wie ich in einem späteren Aufsatze darlegen werde, zeigt die Zapfenlänge eine gesetzmässige Veränderung mit dem Alter der Zweige, welche die Zapfen her-

der Zapfenlängen in den Jahren 1906 und 1898, bezw. 1895 und 1898, wo die Zapfenbildung am reichlichsten war, festgestellt. Aus jedem Baume wurde nur ein Zweig mit einer jeden der Zapfenkombinationen ausgewählt. Die Messungen ergaben folgende Mittelwerte:

n	Jahr	M
447	1906	$30.^{5714}$
	1898	$32.^{8820}$
228	1898	$32.^{8775}$
	1895	$37.^{0094}$

Wenn diese Werte durch Interpolation — was jedoch nur annäherungsweise richtig ist — in Zahlen umgerechnet werden, die einer mittleren Länge der im Jahre 1906 angelegten Zapfen von $22.^{1003}$ mm entsprechen, so erhält man die folgenden Jahresmittel, welche den tatsächlichen Verhältnissen im grossen und ganzen recht nahe kommen dürften.

Jahr	n	$M \pm m$
1906	12738	$32.^{1003} \pm 0.^{0476}$
1898	447	$34.^{5264} \pm 0.^{2551}$
1895	228	$38.^{8625} \pm 0.^{3564}$

Da die absolute Variation der verschiedenen Jahre voraussichtlich nicht besonders wechselt — sie erhält sich im Jahre 1906 an verschiedenen Lokalitäten mit sehr abweichenden Zapfenmittellängen ziemlich

vorgebracht haben. Darum können eigentlich nur nahe auf einander folgende Zapfen an den Zweigen mit einander verglichen werden. Übrigens wurden nur solche Zweige ausgewählt, welche lange Zeit hindurch ein ziemlich gleichmässiges Wachstum aufgewiesen hatten, denn an diesen ist auch die Veränderung der Zapfenlänge sehr bescheiden. Da die periodische Verschiebung der Zapfenlänge in dem ersten Alter der Zweige am ausgesprochensten ist, wurden nur Zweige, die wenigstens 5 Jahre älter als die ersten an denselben gemessenen Zapfen waren, in Betracht gezogen.

konstant — sind die mittleren Fehler hier und ebenso für die anderen Jahre aus der Standardabweichung der Zapfengeneration 1906 (an den von der Waldgrenze entfernteren trockenbodigen Standorten), $\sigma = \pm 5.38172$, berechnet.

Während die oben referierte planlose Messung von 1540 im Jahre 1898 angelegten Zapfen beim Vergleich mit dem Jahre 1906 einen ganz verkehrten Wert ergab, ist hier auf Grund von nur 447 Beobachtungen ein Resultat erzielt worden, welches mit der schon okulär auffallenden Tatsache, dass die Zapfen vom Jahre 1906 kleiner sind als die vom Jahre 1898 [1]), übereinstimmt und wahrscheinlich auch absolut als sehr befriedigend zu bezeichnen ist. Der Kontrolle wegen wurden nämlich in derselben Reihenfolge, in der sie gemessen waren, 10 Gruppen von je 20 Kombinationen der Jahrgänge 1906 und 1898 mit einander verglichen. Auf den Wert des Jahrganges 1906 $= 32.1003$ mm umgerechnet, wichen die Zapfenmittellängen des Jahres 1898 nur in einem Falle unbedeutend mehr als 1 mm von dem oben erhaltenen Mittel aller Messungen (34.5264) ab. Dies spricht entschieden zu Gunsten des Verfahrens. Die unten für die weniger produktiven Zapfenjahre, aus denen nur spärliche Individualfälle zu Gebote stehen, ermittelten Zapfenlängen dürften darum auch als annähernd richtig betrachtet werden können.

Die Zapfenmittellängen der übrigen Jahre wurden in ganz gleicher Weise berechnet und sind unten zusammengestellt (S. 121).

Die Schwankungen der Jahresmittel der Zapfenlänge bieten hauptsächlich nur insofern Interesse, als sie mit der Reproduktion der Kiefer in Zusammenhang stehen. In dieser Hinsicht verdient erforscht zu werden, ob die relative Anzahl der geöffneten und der geschlossenen Zapfen mit den jährlichen Verschiedenheiten der Zapfenmittellänge gesetzmässig wechselt, denn die geschlossenen Zapfen bieten ja keine Voraussetzungen zur Reproduktion.

---

[1]) Nur sehr selten wurden Zweige beobachtet, an denen die Zapfen vom Jahre 1906 länger waren als die vom Jahre 1898. Bloss ein einziger Baum wurde gefunden, wo die Zapfen aus dem letztgenannten Jahre durchgehends kleiner waren als die an denselben Zweigen im Jahre 1906 gebildeten.

Jahr	n	$M \pm m$
1909	171	30.3 ± 0.41
1908	60	24.5 ± 0.69
1907	37	27.4 ± 0.89
1906	12738	32.1 ± 0.05
1905	26	35.4 ± 1.06
1902	15	19.2 ± 1.39
1899	33	24.8 ± 0.94
1898	447	34.5 ± 0.26
1897	7	36.0 ± 2.03
1895	228	38.9 ± 0.36
1891	16	27.7 ± 1.35
1890	8	35.1 ± 1.90
1887	23	26.9 ± 1.12
1883	1	37.0 ± 5.38

Die Korrelation zwischen der Zapfenlänge und der Anzahl geöffneter oder geschlossener Zapfen ist keine vollständige, etwa so, dass die Zapfen unter einer gewissen Länge immer geschlossen und diejenigen oberhalb einer gewissen Grenze immer geöffnet wären. Wie S. 108 erwähnt wurde, weichen die Individuen auch unter sich bezüglich der Verhältnisse zwischen den mittleren Zapfenlängen und den relativen Mengen der geöffneten und geschlossenen Zapfen ganz auffallend ab. Dieselbe Variation macht sich beim Vergleich verschiedener Lokalitäten geltend. Die Tabelle S. 102 zeigt zwar eine viel niedrigere Prozentzahl geschlossener Zapfen an derjenigen Lokalität, wo die mittlere Zapfenlänge grösser ist. Andere Lokalitäten liefern jedoch ganz andere Proportionen zwischen den fraglichen Erscheinungen. Ohne bei Beispielen zu verweilen, will ich nur erwähnen, dass geschlossene Zapfen in den südlicheren Teilen des Gebietes, wo die Zapfenlänge am grössten ist, bei einem auch nur einigermassen gedrängten Bestandesschluss in hoher Prozentzahl zu finden sind. Man könnte jedoch vielleicht meinen, dass die mittlere Länge der geschlossenen Zapfen immerhin erheblich kleiner sei als die der geöffneten an denselben Lokalitäten. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Dagegen scheint es sich so zu verhalten, dass der Unterschied zwischen den mittleren Längen der

geöffneten und der geschlossenen Zapfen um so kleiner wird, je höher die Mittellänge aller Zapfen an der Lokalität steigt. An einigen Lokalitäten, wo das Mittel aller Zapfenlängen 22.9—25.6 mm betrug, waren die geschlossenen Zapfen durchschnittlich um 5.4—9.2 mm kürzer als die geöffneten, während an denjenigen Lokalitäten, wo das Mittel über 30 mm stieg, kein sicherer Unterschied festzustellen war. Das Verhalten an den dem Zapfenzuwachs ungünstigen Lokalitäten scheint allerdings zu beweisen, dass die Zapfen bei stark herabgesetzter Länge immer mehr geschlossen sind. In der Tat sind diejenigen Zapfen, deren Länge weniger als 20 mm beträgt, nahezu ausschliesslich geschlossen. So waren von 1685 in den Waldgrenzgegenden gesammelten 8—19 mm langen Zapfen vom Jahre 1906 nur 93 oder 5.5 % geöffnet.

Obwohl, wie eben angedeutet, die Individuen und die verschiedenen Lokalitäten unter sich in einem und demselben Jahre keine bestimmten Relationen zwischen der Zapfenlänge und der Anzahl geschlossener oder geöffneter Zapfen aufweisen, verringert dies doch nicht die Möglichkeit, dass die Schwankungen des Jahrescharakters entsprechende Veränderungen in der Zapfenlänge und in der relativen Menge geöffneter und geschlossener Zapfen hervorrufen. In der Tat scheint die Anzahl der geschlossenen, zur Reproduktion untauglichen Zapfen um so grösser zu sein, je kleiner die mittlere Zapfenlänge des betreffenden Jahres ist. Aus den Jahren 1890, 1897 und 1883, wo die Zapfen sehr gross waren, habe ich keine geschlossenen gefunden, aber auch nicht grössere Mengen von Zapfen untersucht. Objektiver lassen sich die folgenden Jahre beurteilen (Tabelle S. 123).

Die hier mitgeteilten Angaben werden durch meine unmittelbaren Beobachtungen, die jedoch eine sehr grosse Menge von Fällen, auch aus zapfenärmeren Jahren umfassen, der Hauptsache nach bestätigt. Geschlossene Zapfen aus den Jahren 1895 und 1898 waren äusserst selten. Dagegen haben die Jahre 1899, 1902 und 1908 nahezu ausschliesslich geschlossene Zapfen hervorgebracht. Aus dem Jahre 1899 habe ich nur hie und da einzelne geöffnete Zapfen gesehen, aus dem

Jahr	*n*	*M*	% geöffnet
1895	228	38.9	96.4
1905	195	35.4	96.4
1898	1540	34.5	87.7
1906	12738	32.1	68.5
1907	791	27.4	51.7
1899	95	24.8	6.3
1908	167	24.5	1.8
1902	30	19.2	0.0

Jahre 1908 [1]) aber während der Sommer 1909, 1910 und 1911 überhaupt nur drei. Alle aus 1902 stammende Zapfen waren als rudimentäre Bildungen entwickelt und durchgehends geschlossen. Der Jahrgang 1907 scheint in der letzten Kolumne einen zu hohen Wert bekommen zu haben, denn gemäss den Standortsaufzeichnungen waren die Zapfen vorwiegend geschlossen. Auch im Jahrgange 1909, wo die mittlere Zapfenlänge 30.3 mm betrug, scheinen die geschlossenen Zapfen im Übergewicht gewesen zu sein. [2])

Ein mehr oder weniger bedeutender Teil der Zapfenernte muss also bei der Beurteilung der Reproduktionsmöglichkeiten der Kiefer ohne weiteres ausser Rechnung gelassen werden. In fast jedem oder wenigstens in den allermeisten Jahren werden jedoch bis zu den äussersten Waldgrenzen mehr ober weniger reichlich geöffnete Zapfen ausgebildet. Wären aber diese Zapfen, wenn bloss geöffnet, derart reif, dass sie auch keimfähige Samen enthielten [3]), dann wäre die Re-

[1]) Schotte, G. erwähnt (Skogsträdens frösättning hösten 1909, S. 13), dass die Kiefernzapfen nach dem Blühen 1908 auch in Schweden nur von mittlerer Grösse oder klein waren. Die im Sommer 1909 entwickelten Fichtenzapfen waren (S. 17) ebenso mehr oder weniger unentwickelt und unreif.

[2]) Schotte, G. gibt (Skogsträdens frösättning hösten 1910, S. 209) an, dass die im Jahre 1909 angelegten Kiefernzapfen in Schweden zum grossen Teil unentwickelt waren; auch die Beschaffenheit der Fichtenzapfen war (S. 210) im Jahre 1910 recht schlecht.

[3]) Eine derartige Auffassung dürfte recht allgemein verbreitet sein. So z. B. schreibt A. O. Kihlman in seinen „Pflanzenbiologischen Studien aus Russisch Lappland" (S. 234): „das Vorhandensein von spontan geöffneten Zapfen galt mir als sicheres Zeichen der Fruchtbarkeit".

produktion der Kiefer immer dort sichergestellt, wo geöffnete Zapfen zu finden sind. Dies stimmt jedoch entschieden nicht, denn keimfähige Samen werden, wie später dargelegt werden soll, nur selten erzeugt. Es liegt die Vermutung nahe, dass die Zapfen, obwohl geöffnet, ihre Entwicklung meistens noch nicht abgeschlossen haben, ehe der Frost die Keimfähigheit der noch nicht widerstandsfähigen Samen vernichtet. Die Grösse (Länge) der Zapfen könnte nun vielleicht als Exponent für den Entwicklungsgrad derselben und somit auch für die Samenqualität herangezogen werden.

Schon die Tatsache, dass nach dem Blühen 1906 keine nachweisbare Produktion keimfähiger Samen erfolgte, macht es einleuchtend, dass keine unmittelbare Korrelation zwischen der absoluten Länge der Zapfen und der Keimfähigkeit der Samen bestehen kann. Niemand wird wohl behaupten, dass Zapfen von 40—50 mm Länge, wie sie in diesem Jahre in den südlicheren Teilen des Gebietes recht allgemein zu finden waren, nicht im Stande sind keimfähige Samen zu produzieren. Durch die Variabilität des Zapfenmaterials nimmt somit die Reproduktionsmöglichkeit der Kiefer kaum nennenswert zu. Die Korrelationstabelle S. 117 ist geeignet das Verhalten etwas zu beleuchten. Die Individualität der Bäume — und sogar der einzelnen Zweige — muss bei der Beurteilung der fraglichen Beziehungen wahrscheinlich unbedingt berücksichtigt werden. Die drei Bäume z. B., welche Zapfen vom Jahre 1906 bis auf eine mittlere Länge von etwa 41 mm gebracht hatten, lieferten zweifelsohne ebensowenig keimfähige Samen wie diejenigen Bäume, deren mittlere Zapfenlänge nur etwa 26 mm betrug. In beiden Fällen wäre voraussichtlich eine weitere Erhöhung der Entwicklungsstufe (durch die Zapfenlänge ausgedrückt) notwendig, ehe die Zapfen als „reif“ zu bezeichnen wären, d. h. ehe sie keimfähige Samen produzierten. Vorausgesetzt, dass die ersterwähnten Individuen in einem günstigeren Jahre, wo ihre Zapfen zu durchschnittlich 45 mm heranwachsen, reichlich keimfähige Samen bilden, kann nicht bezweifelt werden, dass auch die letztgenannten Bäume, deren mittlere Zapfenlänge vielleicht nur auf 30 mm gestiegen ist, ebensogut Samen hoher Qualität hätten entwickeln können; denn in beiden Fällen

sind die Zapfen jetzt, wie angenommen wurde, völlig gereift. Die jährlichen Abweichungen der mittleren Zapfenlängen der Einzelindividuen summieren sich zu den Schwankungen der (wie S. 121 berechneten) Jahresmittel der Zapfenlänge. Ist die oben dargelegte Anschauung richtig, so ist also zu erwarten, dass die jährlichen Schwankungen in der Bildung keimfähiger Samen zu den jährlichen Schwankungen der mittleren Zapfenlängen in Beziehung stehen müssen. In einem der Zapfenentwicklung relativ ungünstigen Jahre (wie etwa das Jahr 1906) zeigt die Zapfenlänge zwar eine erhebliche Variation, und grosse Zapfen sind nicht selten; doch ist bei keinem oder fast keinem Baume der für die Bildung keimfähiger Samen notwendige Abschluss der Entwicklung erfolgt, denn wie sehr die Zapfengrösse individuell auch wechselt, so fällt die Zuwachsperiode der Zapfen für alle Individuen zeitlich wahrscheinlich doch ziemlich zusammen, und die Unterbrechung der Entwicklung geschieht bei allen gleichzeitig. Ein anderes Jahr bietet den Zapfen genügend Zeit ihre Entwicklung zu vollenden. Jeder Baum bringt dann Zapfen von einer Länge hervor, die etwas grösser ist als die des anderen Jahres. Die erhebliche Variabilität der Zapfenlänge bewirkt, dass die Hauptmenge der Zapfen in den beiden Jahren ebenso gross ist. Die mittlere Differenz der Zapfenlängen kann recht unbedeutend erscheinen, und die Längenkurven der beiden Jahrgänge können sich zum grossen Teil decken. Die dem Anschein nach unbeträchtliche Verschiebung kann aber, wie angenommen, doch die Grenze überschreiten, wo eine Bildung keimfähiger Samen in den jetzt „reifen“ Zapfen erfolgt.

Ich kehre jetzt zu der S. 121 mitgeteilten Tabelle zurück. Die mittlere Zapfenlänge des Jahres 1906 ist dort zu 32.1 mm bestimmt. Keimfähige Samen wurden nicht erzeugt. Dasselbe gilt wahrscheinlich auch für das Jahr 1898, wo die mittlere Länge der Zapfen bis etwa 34 mm stieg. Dagegen ist das Jahr 1895 (mittlere Zapfenlänge 38.9 mm) als ein gutes Samenjahr zu bezeichnen. Der kleine Unterschied von etwa 4.4 mm in der mittleren Länge der Zapfen wäre also für die Entscheidung, ob Samen produziert werden oder nicht, ausschlaggebend. *In der Tat wird im folgenden Kapitel dargelegt werden, dass*

in den letzten Zeiten in den südlichen Teilen von Enare in den Jahren, wo die mittlere Zapfenlänge kleiner als die des Jahres 1898 war, keine Reproduktion stattgefunden hat, wogegen nach dem Blühen 1895 eine reichliche Verjüngung stattfand. Eine weitere Stütze für die Annahme enger Beziehungen zwischen der mittleren Zapfenlänge und der Samenqualität liefert das Verhalten an der äussersten Waldgrenze.

Zapfen nach dem Blühen 1906 wurden an der äussersten Waldgrenze an drei verschiedenen Lokalitäten (Räkkijärvi-Gegend), alle innerhalb einer Zone von etwa 10 km von der äussersten Waldgrenze der Kiefer aus, entnommen. In den inneren Teilen des Waldgebietes wurden die Zapfen in einer Entfernung von etwa 80—90 km von der Waldgrenze (Patsjoki-Gegend) gesammelt. Als Resultat der Untersuchung ergibt sich die folgende Übersicht:

Lage zur Waldgrenze	n	$M \pm m$	% geöffnet
Äusserste Waldgrenze . .	7502	$23.^{8178} \pm 0.^{0629}$	$42.^{6}$
Inneres Waldgebiet	12738	$32.^{1003} \pm 0.^{0476}$	$68.^{5}$

Der Unterschied muss als ausserordentlich gross bezeichnet werden. *In der Zapfenentwicklung tritt uns zum ersten Mal eine reproduktive Funktion entgegen, die nach der Waldgrenze zu an Intensität schnell abnimmt* und daher bei der Erforschung der Biologie der Waldgrenze ausgedehnte Beachtung finden muss. Die biologische Bedeutung dieser Erscheinung wird einem nämlich beim ersten Blick auf die Tabelle S. 121 völlig klar. Während die Zapfen vom Jahre 1906 in dem zusammenhängenden Waldgebiete von verhältnismässig recht hoher Qualität sind, sinkt die Länge dieser Zapfen an der Waldgrenze unter die aller übrigen Jahre, mit Ausnahme des Jahres 1902, wo die Zapfen nur rudimentär ausgebildet wurden. Es besteht also zwischen der Waldgrenze und dem inneren Waldgebiete hinsichtlich der Zapfenqualität ein Unterschied, welcher ebenso gross ist wie der Unterschied zwischen einem Jahre mit sehr schlechter und einem mit recht guter Zapfenqualität. Auf Grund der oben angeführten Betrachtungen könnten nun

einige Schlüsse auf die Bildung keimfähiger Samen an der Waldgrenze gezogen werden. Da die mittleren Zapfenlängen der Jahre 1906 (Waldgrenze und inneres Waldgebiet) und 1895 ziemlich genau bekannt sind, können nämlich einige einfache Wahrscheinlichkeitsberechnungen auf diese Werte basiert werden.

Erstens könnte es von Interesse sein zu wissen, wie sich die mittlere Zapfenlänge an der Waldgrenze im Jahre 1895, wo in den inneren Teilen des Untersuchungsgebietes keimfähige Samen reichlich produziert wurden, verhielt. Durch einfache Interpolation ergibt sich der Wert 28.8 mm. Dieser Wert ist nun erheblich kleiner als der Minimalbetrag der Zapfenmittellänge, welcher nach der früheren Darstellung einem Samenjahre [1]) zukommen muss (34.5—38.9 mm), und hat nicht einmal den Betrag der mittleren Zapfenlänge im Jahre 1906 in dem inneren Waldgebiet (32.1 mm) erreicht. Man möchte darum erwarten, dass in den Waldgrenzgegenden nach dem Blühen der Kiefer 1895 keine Verjüngung stattgefunden habe. Dies trifft in der Tat zu. Allgemein betrachtet liegt die Vermutung nahe, dass jedem Samenjahre eine Nordgrenze zukommt.

Zweitens wäre die Frage zu beantworten, wann ein Samenjahr an der äussersten Waldgrenze eintreten muss. Diesbezüglich lässt sich annähernd berechnen, wie hoch dann die mittlere Zapfenlänge in den inneren Teilen des Waldgebietes steigen muss. Nach der früheren Darstellung muss der theoretische Grenzwert, dessen Überschreitung eine Bedingung der Bildung keimfähiger Samen ist, zwischen den Zapfenlängenmitteln der Jahre 1898 und 1895 liegen, also zwischen 34.5 und 38.9 mm. Das Mittel, 36.7 mm, mag hier als der kleinste Betrag der mittleren Zapfenlänge angenommen werden, wo die Samenernte eine qualitativ befriedigende Ausbeute liefert. In einem solchen Jahre, wo die mittlere Zapfenlänge an der Waldgrenze diesen Wert bekommt, dürfte sie in den inneren Teilen des Gebietes bis etwa

[1]) Als Samenjahre bezeichne ich hier und im Folgenden nur diejenigen Jahre, wo, nach den Verjüngungsverhältnissen zu urteilen, *keimfähige* Samen in beträchtlicher Menge gebildet worden sind.

52.5 mm steigen, eine mittlere Zapfenlänge, die hier in den letztvergangenen Zeiten auch nicht annäherungsweise erreicht worden ist. Dies mag allerdings wohl sehr selten eintreffen.

IV. Die Samenjahre an der Waldgrenze.

Oben ist gezeigt worden, dass die Zapfenqualität nicht von der Menge der Zapfen abhängt. Ebenso bestehen keine bestimmten Beziehungen zwischen der Reichlichkeit und der Qualität der Samenernte [1]). Während keimfähiger Kiefersamen in vielen ausserordentlich reichen Zapfenjahren nicht gebildet wird [2]), ist es andererseits sehr wahr-

[1]) Hagemann, A. (Furuens Frøsætning og Konglernes Indsamling) äussert (S. 129) ganz richtig: „Ialmindelighed regner man jo, at Furuen skal blomstre hvert tredie Aar, men at et rigt Froaar derefter skal indtræffe, er ikke sagt; alt beror paa Veirliget og mange ydre indtræffende Omstændigheder."

Kihlman, A. O. (Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland) ist zu demselben Schlusse (S. 234) gekommen: „Allerdings finden sich in der Literatur vereinzelte Angaben über die Fruchtbildung der Nadelhölzer aus den nördlichsten Theilen des Waldgebietes, aber, wie unten gezeigt werden wird, sind wir nicht berechtigt, aus der Zapfen-bildung auf eine entsprechende Produktion keimfähiger Samen zu schliessen."

Örtenblad, Th. (Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna) sagt S. 23: „Invid tallens vegetationsgräns mot fjellen innehålla kottarne oftast icke några frön — — — Under gynsamma förhållanden frambringa dock barrskogsgränsens tallar frön; det har likväl ännu icke lyckats mig att från dylika lokaler erhålla grobart frö."

[2]) Holmerz, C. G. und Örtenblad, Th. (Om Norrbottens skogar, S. 51) bezeichnen die Samenproduktion nach dem Blühen 1884 an der Waldgrenze als schwach, obwohl Zapfen reichlich gebildet wurden. Sie stützen ihre Behauptung wahrscheinlich auf das S. 13 erwähnte Verhalten der Zapfen: „Under år 1885 — — — voro dessa invid vegetationsgränsen knappt mer än halfväxta vid slutet af augusti. Höstkylan hade likväl då redan inträdt, och björkarna började gulna, hvarföre vi med visshet kunna säga, att tallarne här uppe då icke utbildade mogna frön." Auch in den Jahren 1884 und 1888 wurden (Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna, S. 23) in Norrland ziemlich reichlich Zapfen gebildet, die Samen waren aber unentwickelt.

Schotte, G. Godt tallfrö i Norrland innevarande år. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1909, S. 53: „Ofta har det i Norrland inträffat, att fröskörden varit af sämsta beskaffenhet äfven om kottillgången varit riklig hos tallen och granen."

scheinlich, dass in armen Zapfenjahren bisweilen Samen hoher Qualität entstehen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass diese geringe Samenproduktion in schwach ausgeprägten Samenjahren unter Umständen für die Verjüngung des Kiefernwaldes an der Waldgrenze eine gewisse Bedeutung haben kann [1]). Diese Bedeutung dürfte jedoch gering sein, da ein Nachwuchs nach solchen Zapfenjahren von mir nicht nachgewiesen werden konnte. Als Samenjahre kommen darum eigentlich nur diejenigen Jahre in Betracht, die Anlass zu einer *reichlichen* Verjüngung gegeben haben. Die Samenjahre wurden durch Altersbestimmungen an der Kiefer festgestellt.

Um die Aufgabe zu konzentrieren und um die Verschiedenheiten zwischen der Waldgrenze und dem Inneren des zusammenhängenden Waldes scharf hervortreten zu lassen, wurde die Untersuchung anfangs auf zwei begrenzte Gebiete (A und B der Karte), welche sehr eingehend durchforscht wurden, beschränkt. Die Standorte wurden pflanzentopographisch genau charakterisiert, das Alter der letzten Waldbrände bestimmt und die Altersverhältnisse der Bestände festgestellt. Die Bestimmungen des Alters der Waldbrände sind darum wichtig, weil dadurch die Keimungsbedingungen beim Eintritt der früheren Samenjahre beurteilt werden können. Die Bodenvegetation entwickelt sich nämlich nach Waldbränden auf gleichartigem Boden sehr gleichförmig; die Keimungsbedingungen an gebrannten Flächen verschiedenen Alters sind von mir teils in der Natur, teils durch Saatversuche verfolgt worden. An allen denjenigen Standorten, die der Keimung vorzügliche Voraus-

Nach Kirchner, Loew und Schröter (Die Coniferen und Gnetaceen Mitteleuropas, S. 279) sind Fehljahre bei *Pinus strobus L.* in Amerika sehr häufig, es werden wohl Zapfen gebildet, aber ihre Samen sind taub.

Westerlund, O. (Rön angående den högnordiska granens frösättning, S. 25) bezeichnet 1892 als ein gutes Zapfenjahr für die Fichte; die Zapfen wurden jedoch nicht reif, und die Samen waren ganz untauglich.

Haglund, E. (Ur de högnordiska vedväxternas ekologi) gibt (S. 67) für die Birke an: „År 1902 hade björken blommat oerhördt rikt i Torne lappmark, men till följd af regnig och kall väderlek hade frukten icke blifvit mogen."

[1]) Hagemann, A. (l. c., S. 129) erwähnt die Seltenheit der Samenjahre in den nördlichen Teilen Norwegens und fügt hinzu: „Et Gode under saadanne Omstændigheder er det, at halve eller mindre Froaar indtræffer saa meget hyppigere."

setzungen bieten, wie speziell an neuerdings gebrannten Feldern, wurde insbesondere äusserst sorgfältig nach Keimlingen und Jungpflanzen der Kiefer gesucht. Wo solche hier oder anderwärts zu finden waren, wurden Proben für die Altersbestimmung entnommen. An einer grossen Menge geeigneter Lokalitäten wurden Bohrspäne aus Individuen aller Dimensionen gesammelt; die Bohrspäne wurden immer so dicht wie möglich an dem Wurzelhals genommen. Bei kleineren Individuen wurden Sektionen aus dem Grenzbezirke zwischen Wurzel und Stamm herausgeschnitten. In den beiden Gebieten A und B allein wurde die Zählung der Jahresringe an über 2500 Individuen ausgeführt.

Die Untersuchung der Präparate wurde im auffallenden Lichte ausgeführt. Die Anwendung des Mikroskopes erwies sich nämlich bald als unzuverlässig, und dies aus folgenden Ursachen. Die Jahresringe waren sehr oft und immer um das Mark herum äusserst fein; ihre Grenzen waren dabei sehr undeutlich, indem häufig nur eine einzelne, von den übrigen nur wenig abweichende Zellreihe das ganze „Herbstholz" ausmachte. Andererseits erschienen unter dem Mikroskop oft einzelne etwas mehr verdickte Zellreihen innerhalb eines und desselben Jahresringes als Grenze zwischen zwei verschiedenen Jahresringen. Die Zählung der Jahresringe erschien unter diesen Umständen als sehr unsicher. Im auffallenden Lichte traten die Jahresringgrenzen bedeutend schärfer hervor. Wo der Zuwachs sehr schwach war, liess sich die Bestimmung zwar nicht unmittelbar ausführen. Die Schnittfläche trat nämlich, da die Tracheiden von Luft erfüllt waren, gleichförmig matt hervor. Unter derartigen Bedingungen wurde die Zählung gleichwohl gewöhnlich nach Befeuchten der mittelst eines sehr scharfen Messers geglätteten Schnittfläche mit einem Tropfen 96 $^0/_0$-igen Alkohols ermöglicht. Die Luft wurde auf diese Weise entfernt, und die Jahresringgrenzen traten nun in scharfem reflektierten Lichte — eine 25 Nl. Glühlampe, mit Reflektor versehen, wurde benutzt — als schmale, glänzende Bändchen hervor. Die Untersuchung wurde mit einer Lupe von 16 × linearer Vergrösserung ausgeführt. Eine schwächere Vergrösserung erlaubte die Zählung sehr dicht gestellter Jahresringe nicht. Die Anwendung von Lupen mit 32—40 × Vergrösserung erwies sich auch

als ungeeignet, teils weil die Jahresringgrenzen dann an Schärfe verloren, teils weil die Linse dem Objekte zu nahe gehalten werden musste und kleine Bewegungen die Jahresringe ausserhalb der Sehweite brachten und somit die Zählung störten. Die Färbung mit Anilinfarbstoffen [1]) hatte hier, soviel ich beobachten konnte, keinen Zweck. Dagegen galt es bei dieser Untersuchung in erster Linie aus den Zufälligkeiten, wo die Reflexe der Jahresringgrenzen bei gewissen Stellungen des Objektes zur Lichtquelle schärfer hervortraten, wo möglich Nutzen zu ziehen. Jedes Präparat wurde in der Regel mehrmals geprüft. In den Fällen, wo die Breite des Jahreszuwachses weniger als etwa 0.1—0.2 mm betrug, konnte das Alter nicht mehr sicher bestimmt werden; viele Präparate wurden daher nach langen ergebnislosen Bemühungen beiseite gelassen.

Die Genauigkeit der Ergebnisse entspricht nicht der in der Tat bedeutenden Mühe, die ich den zeitraubenden Zählungen der Jahresringe gewidmet habe. In Betreff des Alters der jüngsten Kiefernpflanzen herrschte oft eine Unsicherheit von 2—5 Jahren. Bei den älteren Bäumen war die Unsicherheit noch viel grösser. Die Bohrspäne trafen das Mark in einer gewissen Höhe oberhalb des Wurzelhalses, bei Jungholz vielleicht durchschnittlich 5—15 cm und bei den grösseren Bäumen etwa 15—30 cm oberhalb desselben. Da die Kiefer in den fraglichen Gegenden 13—25-jährig meistens nur 4—10(—20) cm hoch ist, so leuchtet deutlich ein, wie grosse Abweichungen von dem tatsächlichen Alter schon hierdurch die Folge wurden. In einem Falle wurde in gewöhnlicher Weise ein Bohrspan in 25 cm Höhe entnommen. Am Bohrspane wurden 32 Jahresringe gezählt. Die sehr genaue Untersuchung der Stammbasis beim Verzweigungspunkte der Wurzel ergab ein Alter von 55—58 Jahren. Das wirkliche Alter des Baumes dürfte etwa 60—61 Jahre betragen. Der Fehler bei der Prüfung des Bohrspans steigt hier bis auf etwa 30 Jahre. — Sehr oft wurde das Mark vom Bohrspan nicht durchschnitten. Mit Rücksicht auf die häufig

[1]) Z. B. mit Methylviolettlösung, welche von E. Vinassa (Beiträge zur pharmakognostischen Mikroskopie. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. VIII, S. 42—43) empfohlen worden ist.

äusserst feine Jahresringstruktur um das Mark herum wurden durch den erwähnten Umstand in vielen Fällen wahrscheinlich erhebliche Abweichungen von der Wirklichkeit verursacht. Die Bestimmungen des Alters der zwerghaft gewachsenen Individuen waren immer äusserst unsicher.

Aus dem Gesagten geht zur Genüge hervor, dass eine auch nur einigermassen sichere Bestimmung der Samenjahre auf Grund der Verjüngungsverhältnisse nur erfolgen kann, wo die Zeitunterschiede bedeutend sind.

Die Verjüngungsverhältnisse in den südlicheren Teilen des Untersuchungsgebietes zeigen schon, dass viele der reichen Zapfenjahre zu keiner Reproduktion Anlass gegeben haben. Die Ergebnisse sind in der nachstehenden Tabelle in drei Kolumnen geordnet, deren Summe das Gesamtbild des Verhaltens in den inneren Teilen des Waldgebietes darstellt. Die Kolumne I umfasst 19 Lokalitäten im Osten vom Enare-See (Patsjoki-Gegend), II 9 Lokalitäten südwestlich von dem genannten See und III 7 Lokalitäten auf Inseln nahe den nördlichen Ufern des Sees. Die Angaben über die älteren Bäume sind wegen der Spärlichkeit des Materials klassenweise vereinigt. Das Alter der Individuen bezieht sich auf das Jahr 1910; die entsprechenden Blütejahre sind teilweise mit angeführt (S. 133).

Für die letztvergangenen 30 Jahre ist in der Tabelle eine starke Anhäufung der Individualfälle bei den 9—13-jährigen und den 20—24-jährigen Altersklassen zu notieren. In der genannten Zeit sind also wenigstens zwei Samenjahre eingetroffen. Die bei den Zählungen erzielten Werte sind selbstverständlich Minimalwerte. Die Schwierigkeiten bei der Altersbestimmung bewirken, wie gesagt, schon für sich leicht eine Unterschätzung um 2—5 Jahre. Weiter habe ich bei meinen Kulturen beobachtet, dass ein Teil der Samen erst nach einigen Jahren keimt. Sehr häufig treten im folgenden und zweiten Jahre nach der Saat neue Keimlinge auf; in einem Pflanzgarten in Enare habe ich mehrere Fälle beobachtet, wo die Samen noch im fünften Sommer keimten. Die empirisch gefundenen Werte ordnen sich daher in einer Variantenreihe mit dem Jahre beginnend, wo die Samenproduktion stattfand.

Alter 1910[1])	Blütejahr	Inneres Waldgebiet I	II	III	Sa. Ind.	Alter 1910	Blütejahr	Inneres Waldgebiet I	II	III	Sa. Ind.	Alter 1910	Inneres Waldgebiet I	II	III	Sa. Ind.
1	1908	0	0	0	0	15	1894	0	0	0	0	31—35	10	10	1	21
2	1907	0	0	0	0	16	1893	0	0	0	0	36—40	13	25	2	40
3	1906	0	0	0	0	17	1892	0	0	0	0	41—45	16	15	8	39
4	1905	0	0	0	0	18	1891	0	0	0	0	46—50	17	35	6	58
5	1904	0	0	0	0	19	1890	2	0	0	2	51—55	11	16	13	40
6	1903	0	1	0	1	20	1889	3	6	3	12	56—60	5	1	0	6
7	1902	2	0	0	2	21	1888	10	10	2	22	61—70	18	2	16	36
8	1901	2	2	0	4	22	1887	13	6	1	20	71—80	22	2	1	25
9	1900	57	13	4	74	23	1886	18	25	0	43	81—90	12	1	3	16
10	1899	98	12	4	114	24	1885	21	35	0	56	91—100	26	1	1	28
11	1898	123	17	12	152	25	1884	8	5	0	13	101—110	32	0	6	38
12	1897	176	28	10	214	26	1883	2	0	1	3	111—120	21	2	4	27
13	1896	204	16	28	248	27	1882	0	0	0	0	121—130	30	2	5	37
14	1895	6	2	8	16	28	1881	0	0	0	0	131—140	18	6	2	26
—	—	—	—	—	—	29	1880	0	0	0	0	141—150	9	4	1	14
—	—	—	—	—	—	30	1879	6	1	1	8	151—175	5	2	7	14
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	176—200	2	4	4	10

Die Gruppe der (6—)9—14-jährigen Kiefern stammt unzweifelhaft wenigstens zum grössten Teil aus dem Blütejahre 1895. Nach den drei vorhergegangenen Blütejahren 1892—1894 wie auch nach dem folgenden Jahre 1896 war das Zapfenvorkommen nur äusserst spärlich. Dagegen wurden nach dem Blühen 1895 sehr reichlich Zapfen von grossen Dimensionen gebildet[2]). Da das Alter in der Regel unterschätzt wird, entfallen auf das Jahr 1895 in der Tabelle nur wenige Individuen, um so mehr aber auf die folgenden Klassen. Über einen etwaigen Einfluss der Blütejahre 1897 und 1898 kann nichts mit Bestimmtheit ausgesprochen werden, die Teilnahme derselben an der Entstehung der fraglichen Altersklasse kommt mir jedoch kaum wahrscheinlich vor. Nach dem Blühen 1897 wurden die Zapfen zwar gross, dabei aber in so geringer Menge produziert, dass dieses Jahr ganz ausser Rechnung gelassen werden muss. Die Zapfenbildung nach dem Jahre

[1]) Alter hier, wie im Folgenden, Jahre.

[2]) Die Zapfen des genannten Jahres waren sogar so auffallend gross, dass die Einwohner in Enare noch heute davon erzählen.

1898 war dagegen sehr reichlich und die Zapfengrösse ziemlich bedeutend, obwohl nicht zu vergleichen mit der Zapfenqualität des Jahres 1895. Die Anzahl der Individuen, deren Alter zu 6—10 Jahren bestimmt wurde, ist jedoch verhältnismässig klein, und diese Individuen müssen wenigstens zum Teil als der Generation vom Jahre 1895 angehörig betrachtet werden. Übrigens wäre, wenn eine reichlichere Bildung keimfähiger Samen nach dem Blühen 1898 wirklich stattgefunden hätte, eine Ausdehnung der Reihe über die niedrigeren Klassen zweifelsohne die Folge gewesen.

Die Gruppe der 19—26-jährigen Individuen war immer nur spärlich vertreten, während dagegen die 9—14-jährigen Kiefern, wo sie überhaupt zu finden waren, durchgehends reichlich vorkamen. Diese Verjüngung ist aller Wahrscheinlichkeit nach auf eines der Jahre 1883 und 1884 zurückzuführen. Die Zapfenbildung nach dem Blühen 1884 war eine sehr reichliche; jedoch wurden auch nach dem Jahre 1883 vielleicht nicht unbeträchtliche Mengen von Zapfen gebildet. Die Qualität der nach dem Blühen 1884 entwickelten Zapfen scheint eine niedrige gewesen zu sein[1]), während die aus dem Jahre 1883 stammenden Zapfen, welche gefunden wurden, sehr gross waren. Trifft dies zu und bestehen noch die früher behandelten Beziehungen zwischen Zapfenqualität und Samenqualität, so wäre die 19—26-jährige Verjüngung am ehesten auf die Rechnung des Blütejahres 1883 zu setzen.

Für die früheren Samenjahre kann aus den Bohrspanuntersuchungen kein anderes Ergebnis entnommen werden, als dass alle Altersstufen zwischen 30 und 200 Jahren etwa gleichförmig vertreten sind. Meine Absicht die früheren Samenjahre im Innern des Waldgebietes später durch sehr genaue Prüfungen am Wurzelhals zu bestimmen, konnte an einem grösseren Material nicht ausgeführt werden. Da allerlei Dimensionen berücksichtigt wurden, so halte ich es gleichwohl für

[1]) Holmerz und Örtenblad (Om Norrbottens skogar, S. 13) geben an, dass die Samen nach dem Blühen 1884 auch in Norrbotten unentwickelt waren; dasselbe dürfte 1885 (Örtenblad Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna, S. 23) der Fall gewesen sein.

wahrscheinlich, dass wenigstens die Samenjahre der letzten Zeit bei der Untersuchung sämtlich vertreten waren. Es wurde gefunden:

ein Samenjahr vor etwa 81 Jahren; etwa 20 Jahre später
„ „ „ „ 61 „ „ 16 „ „
„ „ „ „ 45 „ „ 10 „ „
„ „ „ „ 35 „ „ 9 „ „
„ „ „ „ 26 „ „ 12 „ „
„ „ „ „ 14 „ „ 15 „ „ noch kein Samenjahr.

Auf Grund dieser Angaben kann man jetzt schon allgemein feststellen, *dass Samenjahre in den südlicheren Teilen von Enare alle 10 bis 20 Jahre eintreten dürften. Die Bedingungen der natürlichen Verjüngung des Kiefernwaldes in den besprochenen Gegenden sind also nicht besonders ungünstig.*

Schon in den günstigsten Teilen des Gebietes sind somit die Zapfenjahre meistens nicht von Samenjahren begleitet. Auf das Samenjahr 1883 (?) folgen, nebst anderen weniger produktiven, zwei sehr reiche Zapfenjahre, 1887 und 1891, die, wie nachgewiesen werden konnte, zu keiner Verjüngung Anlass gegeben haben. Nach dem reichen Samenjahre 1895 findet man zwei oder drei reiche Zapfenjahre, 1909 [1]), 1906 und wahrscheinlich auch 1898, wo keine keimfähigen Samen gebildet wurden, sowie das Jahr 1902, wo die Zapfen in ihrer ersten Entwicklung gehemmt wurden. Die Samen, welche aus den in den Jahren 1909, 1907 und 1906 angelegten Zapfen gesammelt wurden, erwiesen sich bei Keimungsversuchen immer als völlig wertlos. Dasselbe gilt von den Samen aus den Zapfen des Jahres 1907, welche noch weit südlicher, in der Gegend von Sodankylä (Almansuvanto bei Köngäs), gesammelt wurden. Weiter nach

[1]) Im Sommer 1911 wurde vergebens nach Keimlingen gesucht. G. Schotte (Norrländska tallfröets grobarhet år 1911) fand bei dem im Winter 1910—1911 gesammelten Samen eine gute Keimfähigkeit. Die niedrigsten Keimungsprozente wurden für die nördlichsten Reviere (Tärendö, Torneå) erzielt; in den Waldgrenzgebieten wurden Samen nicht gesammelt.

Süden[1]) muss wohl jedenfalls immer eine Bildung von keimfähigen Samen in denjenigen Zapfenjahren eintreten, wo im äussersten Norden die Samenreife gehemmt wird[2]). Allerdings scheinen die Reproduktionsbedingungen noch bei Köngäs (etwa 67° 54′ n. Br.) etwa die gleichen zu sein wie in Enare. Die jüngsten Kiefernpflanzen:

Alter 1910	Blütejahr	Anzahl Individuen
9	1900	2
10	1899	18
11	1898	21
12	1897	22
13	1896	13
14	1895	1

stammten nämlich ohne Zweifel aus demselben Samenjahre (nach dem Blühen 1895) wie dort. Eine spätere Verjüngung wurde nicht gefunden. In gewissen Zapfenjahren mag sich die hemmende Einwirkung des polaren Klimas auf die Samenentwicklung auf mehrere Breitengrade erstrecken können.

Wenn die Samen also in den südlicheren Teilen des Untersuchungsgebietes nur in einzelnen der Zapfenjahre vollreif und keimfähig werden, so fragt es sich jetzt, ob eine weitere Abschwächung der Samenproduktion gegen die äusserste Waldgrenze hin erfolgt.

Schon auf meinen ersten Exkursionen in die Waldgrenzgegenden war ich von dem völligen Mangel an kleinen Kiefernpflanzen[3]) auch

[1]) Schotte G. (Godt tallfrö i Norrland innevarande år) fand in diesem Jahre schon in Norrland bei einigen Proben eine ungewöhnlich gute Keimfähigkeit.

[2]) Dies kann auch für das Jahr 1902 bestätigt werden (Schotte, Tallkottens och tallfröets beskaffenhet skördeåret 1903—1904). Der Kiefernsamen war in ganz Lappland und in den nördlichen Teilen Norrlands praktisch genommen gar nicht keimfähig. Für Jämtland wurde ein Keimungsprozent von 10 bis 48 % erzielt. Weiter südwärts zeigt die Keimfähigkeit eine starke Zunahme (bis etwa 80%).

[3]) Kellgren (Trädgränserna i våra sydliga fjälltrakter, S. 260) spricht auch von: „tallens klena återväxt vid barrträdsgränsen", und erwähnt weiter: „att någon återväxt af tallskog i Tennadalen öfver 700 meters höjd ej i mannaminne kunnat iakttagas."

Nach R. Pohle (Pflanzengeographische Studien über die Halbinsel Kanin, S. 103) bilden auf der Halbinsel Kanin „Vereinzelte junge Kiefern im Alter von 20—30 Jahren . . den einzigen Nachwuchs und beweisen, dass die Bäume hier zuweilen keimfähige Samen hervorbringen."

an Standorten, wo die Keimungs- und Weiterentwicklungsbedingungen die allerbesten zu sein schienen, überrascht. Bis jetzt bin ich, seitdem ich die Aufgabe systematisch zu verfolgen begann, in den weiten Waldgrenzbezirken, die ich genau untersucht habe, trotz äusserst sorgfältigen Nachsuchens im Verlaufe von drei Sommern bloss 6 jungen Kiefernpflanzen begegnet, nämlich:

4 an der Lokalität N:o 20: 1 13-jährige, 3 22-jährige,
1 „ „ „ „ 16: etwa 23-jährig,
1 „ „ „ „ 19: „ 12—13-jährig,

die also alle nach denselben Samenjahren entstanden sind wie die zwei letzten Altersklassen der inneren Teile des Untersuchungsgebietes. Die „Verjüngung“ an der Waldgrenze ist jetzt durchschnittlich 2—4 m hoch und tritt schon habituell als einheitliche Generation hervor. Die folgende Klasse hat schon ein ziemlich altes oder sogar altes Aussehen, und der Längenzuwachs ist hier schon vollkommen oder nahezu vollkommen abgeschlossen.

Die Altersbestimmungen an Bohrspänen und Wurzelhalssektionen wurden an 28 verschiedenen Lokalitäten innerhalb des auf der Karte mit A bezeichneten Gebietes ausgeführt. Die Ergebnisse sind unten in geeigneter Weise in Klassen vereinigt, um den Vergleich mit den oben für das innere Waldgebiet erzielten Angaben zu erleichtern:

Alter der Individuen	Waldgrenze	Inneres Waldgebiet.
1—30	6	995
31—55	737	198
56—100	0	111
101—140	356	128
141—200	0	38
201—250	68	—
251—280	0	—
281—320	21	—

Während die im Innern des Gebietes gesammelten Bohrspäne so gut wie jedes Alter zeigten, sind die Angaben für die Waldgrenze auf

bestimmte, scharf von einander getrennte Klassen beschränkt. Das Material wurde immer so gewählt, dass jede Grösse der Bäume vertreten war, und scheint somit hinreichend umfassend zu sein, um für die oben ausgesprochene Annahme, dass die Samenjahre der äussersten Waldgrenze durch weite Zeiträume von einander getrennt sind, eine sichere Stütze zu liefern.

Um den Zeitpunkt der Samenjahre zu bestimmen, genügen die Bohrspanprüfungen freilich nicht. Die Variantenverteilung innerhalb der 31—55- und 101—140-Jahresklassen ist jedoch geeignet die Auffassung einigermassen zu präzisieren:

Alter	Sa. Ind.	Alter	Sa. Ind.
31—32	3	101—105	19
33—34	9	106—110	26
35—36	17	111—115	32
37—38	24	116—120	45
39—40	30	121—125	85
41—42	63	126—130	67
43—44	99	131—135	55
45—46	120	136—140	27
47—48	171		
49—50	135		
51—52	57		
53—54	8		
55	1		

Die gesetzmässige Verteilung der Fälle innerhalb einer einfachen Variationsreihe deutet schon darauf hin, dass jede dieser beiden Gruppen ihren Ursprung je ihrem einzelnen Samenjahre zu verdanken hat. Die erhebliche Variationsweite wird durch die oben erwähnten Schwierigkeiten der Untersuchung bedingt und wäre bei den jungen Bäumen entschieden noch erheblicher ausgefallen, wenn nicht beständig darauf Acht gegeben worden wäre, dass die Proben so dicht wie möglich am Wurzelhalse entnommen wurden. Die niedrigsten Glieder der ersten Reihe beziehen sich fast alle auf zwerghaft entwickelte Individuen mit äusserst feinen, zusammenfliessenden und kaum zu unter-

scheidenden Jahresringen, oder auch auf Bohrspäne, die das Mark nicht getroffen hatten.

Zwecks genauer Bestimmung der Samenjahre wurden kräftig entwickelte Individuen der besprochenen Alterskategorien ausgewählt, so dass besonders die extremen Grössen repräsentiert waren. An einer und derselben Lokalität wurden nur 2—4 Individuen jeder Klasse ausgesucht. Der unterste Teil des Stammes nebst den noch anhaftenden Wurzelresten wurde für die Altersbestimmung mitgenommen. Bei der später folgenden Untersuchung der Sektionen wurden die Wurzeln allmählich und mit äusserster Vorsicht abgestutzt, bis ihr Vereinigungspunkt schliesslich hervortrat. Die Zahl der Jahresringe wurde an der geglätteten Schnittfläche durch mehrmals wiederholte Zählung genau festgestellt. Dann wurde wieder ein 2—3 mm dicker Span entnommen, die Zahl der Jahresringe von Neuem bestimmt, und hiermit wurde in gleicher Weise fortgefahren, bis die gefundenen Werte eine deutliche Abnahme zeigten. Da die Prüfung eines einzelnen Präparates in einem Falle einen ganzen Tag in Anspruch nahm und von den älteren Bäumen höchstens nur 3—4 täglich untersucht werden konnten, so konnte das Material nicht sehr reichlich werden [1]). Es ist besonders zu bedauern, dass die Anzahl der ältesten Bäume sehr gering ausfiel. Der Grund dazu liegt darin, dass sie fast sämtlich von Wurzelfäule angegriffen waren, die eine Strecke weit in den Stamm hinaufstieg und jede Altersbestimmung unmöglich machte; von der grossen Menge der Sektionen liessen sich daher nur vier verwenden. Aus demselben Grunde entzogen sich die mehr als 350-jährigen Kiefern ganz der Untersuchung. Die Genauigkeit der Ergebnisse leidet übrigens in mehreren Fällen darunter, dass das Auftreten von Kernrissen, das häufig sehr reichliche Harzvorkommen im Kernholz und die öfters äusserst feine Jahresringstruktur der zentralsten Partien die Untersuchung ausserordentlich erschwerten. Die erzielten Werte zeigen jedoch eine erstaunlich gute Übereinstimmung. Sie finden

[1]) Auch die Herstellung der Sektionen war bei den grossen Bäumen mit vieler Mühe und bedeutendem Zeitverlust verbunden.

sich unten nebst den Ergebnissen der an denselben Individuen in gewöhnlicher Weise ausgeführten Bohrspanuntersuchungen.

Alter am:		Alter am:		Alter am:		Alter am:	
Wurzelhals	Bohrspan	Wurzelhals	Bohrspan	Wurzelhals	Bohrspan	Wurzelhals	Bohrspan
50—57	43	140—142	100	228—236	213	318—326	286
52—57	39	140—142	115	222—239	210	313—335	303
52—57	37	133—143	116	229—241	222	321—330	301
53—57	45	139—143	98	246—250	215	328—333	295
53—57	49	140—144	111	248—251	212		—
54—57	32	142—144	107	240—252	213		—
53—58	47	142—144	115	243—252	236		
54—58	46	142—145	95	249—253	200		—
54—58	44	142—146	123	249—253	238	—	—
54—58	45	143—149	105	243—254	211		
55—59	49	143—149	121	249—254	223		—
55—59	35	145—151	128	236—255	221	—	—
56—59	36	146—151	120	249—255	230		—
56—59	41	135—152	110	246—256	232	—	—
56—59	48	—	—	248—257	230		—
56—59	51	—	—	250—258	209		—
59—60	43	—	—	251—259	198	—	—
58—61	46	—	—	252—259	210		—
—	—	—	—	244—259	215		
—	—		—	257—261	209		—

Wie stark die Bohrspanbestimmungen auch schwankten und wie bedeutend die Grösse der denselben Klassen angehörigen Individuen auch variierte, wurden bei der genauen Altersbestimmung nur Werte erzielt, die zwar etwas von einander abwichen und einiger Unsicherheit unterlagen, die aber dennoch unzweideutig zeigen, dass die bei den Bohrspanuntersuchungen nachgewiesenen Altersklassen je einem Samenjahre ihre Entstehung verdanken.

An der Waldgrenze sind also die letzten Samenjahre eingetroffen:

das letzte vor etwa 60 Jahren oder um 1850;
„ zweite „ „ 150 „ „ „ 1760;
„ dritte „ „ 260 „ „ „ 1650;
„ vierte „ „ 335 „ „ „ 1575.

Während die Samenjahre alle 10—20 Jahre nicht viel südlicher eintreten, *hat an der Waldgrenze in den letzten 60 Jahren keine Verjüngung stattgefunden, und die Zeitunterschiede zwischen den früheren Samenjahren betragen hier bezw. 90, 110 und 75 Jahre oder rund ein Jahrhundert.* Es kann von Interesse sein zu erforschen, wie weit sich das Gebiet der seltenen Samenjahre nach dem Innern des zusammenhängenden Waldes erstreckt. Da der Übergang in die günstigeren Verhältnisse selbstverständlich nur allmählich erfolgt, kann nur eine annähernde Begrenzung stattfinden. Als Exponent der Reproduktionsverhältnisse der Kiefer in den südlicheren Teilen des Untersuchungsgebietes eignet sich die Verjüngung nach dem Blühen 1895 ganz besonders. Sie scheint nämlich gegen die Waldgrenze etwa ebenso weit oder vielleicht sogar etwas weiter vorzudringen als die meisten der übrigen im Patsjoki-Gebiete nachgewiesenen Samenjahre. Dabei wurde ihre Verbreitung auch recht genau festgestellt. Ich verweise auf die Karte. Im Patsjoki-Gebiete (B) traten die 10—14-jährigen Kiefernpflanzen nahezu überall massenhaft auf, wo die Keimungsbedingungen vorteilhaft waren. Nur 25 km weiter nordwärts waren keine Pflänzchen mehr zu entdecken. Auf einer 32-jährigen Brandfläche bei der Bucht Gonjalvuono (a) fand ich die letzten reichlicheren Spuren der 13- (und 26-)-jährigen Kiefern. Etwa acht Kilometer weiter nördlich, beiderseits des Gonjaljäyr-Sees, waren trotz stellenweise vorteilhaften Keimungsbedingungen keine solchen mehr zu sehen. Im Südosten von a, bei der Bucht Tschurnovuono, fehlten ebenso jüngere als 60-jährige Kiefern. Westlich vom Enare-See bezeichnete ein Befund von wenigen an einer „Suprumuotka“ benannten Lokalität (b) gefundenen Kiefernpflanzen die Grenze der Verbreitung der 14-jährigen Kieferngeneration gegen Norden.

Die Breite der äussersten Waldgürtel, wo der Wald ausschliesslich von den an der Waldgrenze vertretenen spärlichen Kieferngenerationen gebildet wird, schwankt ansehnlich je nach den Umständen. Während sie im Nordosten von Enare bis etwa 60 Kilometer steigt, dringen die in dem inneren Waldgebiete hinzukommenden Altersklassen im Südwesten, im Schutze des mächtigen Muotkatunturi-Gebirges, bis

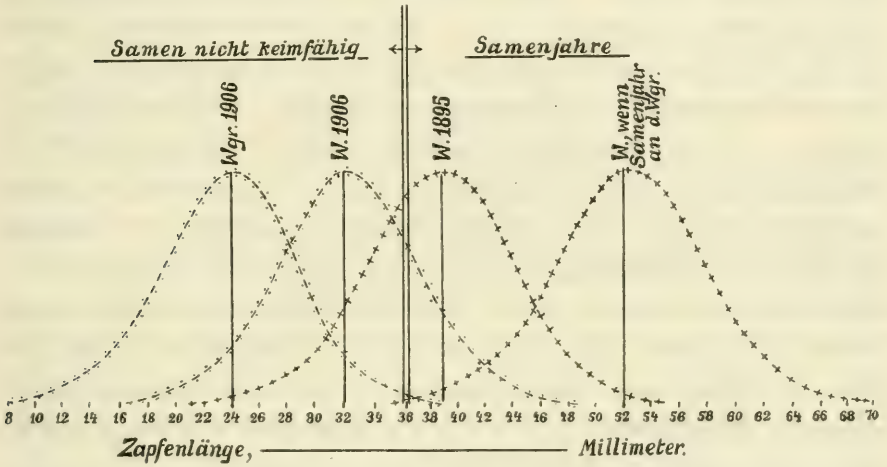
zu einer Entfernung von nur 3—10 Kilometern von der äussersten Waldgrenze der Kiefer vor. Ebenso sah ich in den südlichsten Teilen des Gebietes die Verjüngung nach 1895 ziemlich nahe an die Waldgrenzen des Laanila- und des Saariselkä-Gebirges gerückt. Es ist übrigens zu erwarten, dass der schwach reproduktive Gürtel bei vertikaler Elevation an den Gebirgen weit enger begrenzt ist als in horizontaler Richtung, und dass er um so weiter wird, je flacher sich die Gegend gegen Norden ausdehnt. Nicht einmal der Schutz des mächtigen Gebirges vermag die Reproduktionsfähigkeit der allernördlichsten Bestände derart zu fördern, dass Samenjahre häufiger einträten. Dies zeigt das Verhalten der auf die meistens von steilen Anhöhen umgebenen Flusstäler beschränkten Waldungen längs den Flüssen Utsjoki, Kevojoki und Polmakjoki. Nur die spezifischen Waldgrenzsamenjahre waren hier vertreten. Kleinpflänzchen waren nirgends zu finden.

Die Karte wird die Verbreitung der Gebiete mit nach etwa hundertjährigen Zwischenzeiten und alle 10—20 Jahre wiederkehrenden Samenjahren annäherungsweise zeigen. Der schwach reproduktive Waldgrenzgürtel ist mit braun, diejenigen Gebiete aber, wo die Samenjahre alle 10—20 Jahre eintreten, mit grün bezeichnet. Die dunklere Färbung bezieht sich auf Gegenden, welche genau durchforscht wurden, die hellere auf die wahrscheinliche Verbreitung jener Gebiete. Einzelbefunde sind durch Punkte angegeben. Die drei westlichsten Funde von Kiefernpflanzen nach dem Blühen 1895 beschränken sich nur auf je einige wenige Individuen und hätten gut weggelassen werden können, wie dies mit den 6 oben erwähnten im nördlichsten Teile von Enare angetroffenen geschah. — Die Wälder, wo sich die Verjüngung nach ausserordentlich langen Zwischenräumen wiederholt, nehmen, wie aus der Karte ersichtlich wird, sehr bedeutende Erstreckungen des polaren Waldgrenzgebietes ein.

Die fast sprungweise Abschwächung der Reproduktion der Kiefer in der Nähe der Waldgrenze bietet Gelegenheit nach den Bedingungen zu forschen, welche das schroff abweichende Verhalten der Waldgrenze bewirken können.

Die unmittelbaren Voraussetzungen der Samenbildung an der

Waldgrenze sind schon früher berücksichtigt worden. Es wurde dargelegt, dass weibliche Blütejahre, die in der Regel von Zapfenbildung begleitet sind, an der Waldgrenze kaum seltener sind als anderswo. Dagegen schien der Mangel an Samenbildung der Waldgrenzbestände seine Erklärung in der Hemmung der Zapfenentwicklung zu finden. Wie die Beziehungen zwischen der Samenqualität und der Zapfenqualität zu verstehen sind, ist schon auseinandergesetzt worden. Ich will daher die Sachlage nur ganz schematisch veranschaulichen:



Die drei ersten Kurven zeigen die Variation der Zapfenlänge im Jahre 1906 an der Waldgrenze *(Wgr.)*, in demselben Jahre in der Patsjoki-Gegend *(W.)* sowie im Jahre 1895 in der Patsjoki-Gegend. Verliefe die Zuwachsperiode aller Zapfen gleichzeitig, dann wären, wenn die in dem letzten Kapitel dargelegte Anschauung richtig ist, die Bedingungen des Auftretens eines Samenjahres durch die obige ideale graphische Darstellung vollkommen charakterisiert. Wenn die mittlere Länge der Zapfen unter die hier bei etwa 36 mm angegebene Grenze sinkt, werden keine keimfähigen Samen gebildet, denn die Zapfen sind beim Abbrechen der Vegetationsperiode noch nicht „reif". Wenn sie dagegen über die Grenze steigt, würde das Zapfenjahr von einem Samenjahre begleitet werden. Unter der Annahme, dass die Zuwachsperiode der Zapfen immer mit der gleichen

Intensität verläuft, lässt es sich berechnen, dass ein Samenjahr an der Waldgrenze erst dann eintritt, wenn die mittlere Zapfenlänge in den bei Patsjoki untersuchten Beständen bis auf etwa 52.5 mm steigt (vierte Kurve). Die Sache liegt in der Natur voraussichtlich nicht ganz so einfach, doch scheint das tatsächliche Verhalten den Hauptzügen der Darstellung recht gut zu entsprechen.

Die meteorologischen Verhältnisse, welche an der Waldgrenze die Zapfenentwicklung und die Samenreife hemmen, können hier nicht näher verfolgt werden. Man könnte ja glauben, dass diejenigen klimatologischen Verhältnisse, unter welchen sich die Samenproduktion an der Waldgrenze vollzieht, derart exzeptionell wären, dass sie in den meteorologischen Beobachtungsergebnissen — vielleicht über ganz Europa — einen deutlichen Ausdruck fänden. Ich habe aber diesbezüglich in den meteorologischen Angaben für Finland vergebens nachgeforscht. Was einer Vegetationsperiode bezüglich der Intensität der günstigen Bedingungen abgeht, das kann wohl durch die Verlängerung derselben, durch ein vorzeitiges Frühjahr oder einen warmen Herbst, unter sonst recht durchschnittlichen Verhältnissen ersetzt werden. Jedenfalls mag eine derartige, sei es durch die Intensität der günstigen Bedingungen oder durch Zusammentreffen günstiger, wenn auch nicht extremer Bedingungen ausgezeichnete Vegetationsperiode, welche die Samenreife bis zu den äussersten Waldgrenzen ermöglicht, sehr selten eintreten. Angenommen, dass jedes 3. Jahr reiche Zapfenbildung eintritt, sowie dass die Samenjahre durchschnittlich alle 100 Jahre bis zu den äussersten Waldgrenzen vordringen, müssten die günstigen Bedingungen etwa alle 33 Jahre wiederkehren.

Meine Untersuchung bezieht sich allerdings eigentlich nur auf ein begrenztes Gebiet an der polaren Waldgrenze. Ich bin aber in der Lage gewesen eine gewisse Übereinstimmung der Verhältnisse in Schwedisch-Lappland festzustellen. Auch dort war die Altersklassenverteilung innerhalb der äussersten Waldgürtel eine ganz ähnliche wie in Enare, und ich zweifle kaum, dass der Wald dort denselben Samenjahren sein Entstehen zu verdanken hat. Es dünkt mich, als könne die Wiederholung der beschriebenen Erscheinung an jeder Waldgrenze,

der polaren wie der alpinen, erwartet werden. Ebenso wahrscheinlich ist es, dass die Samenjahre einer jeden Pflanzenart gegen die klimatischen Grenzen ihrer polaren oder vertikalen Verbreitung immer seltener werden [1]). Ich kann z. B. erwähnen, dass *Rubus arcticus* an der Mündung des Ivalo-Flusses im südlichsten Teil von Enare, nach meinen eigenen Beobachtungen wie nach den ganz übereinstimmenden Angaben der Bevölkerung, in der Regel Früchte ausbildet. In den

[1]) Haglund, E. (Ur de högnordiska vedväxternas ekologi, S. 7) hat auch diese Möglichkeit betont: „kan man ju tänka sig, — — — att frösådden endast vissa år sker i större skala."

Kjellman, Fr. (Ur polarväxternas lif. A. E. Nordenskiöld, Studier och forskningar, Stockholm 1883). Nach seiner Erfahrung (S. 501) sind die allermeisten — jedoch nicht alle — arktischen Pflanzen selbst auf hohen Breitengraden im Stande, in gewöhnlichen Jahren regelmässig reife Frucht zu erzeugen.

Lindman, C. A. M. (Bidrag till kännedomen om skandinaviska fjällväxternas blomning och befruktning. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 12, Afd. III, N:o 6, 1887, S. 97) ist derselben Ansicht: „Det är nu allmänt kändt, att mogna frön kunna utbildas lika regelbundet i fjell- och polartrakter, som annorstädes."

Ekstam, O. (Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Novaja Semlja. Tromso Museums Aarshefter, Bd. 18, 1895, S. 179) äussert sich vorsichtiger; nach ihm „können die meisten Pflanzen auf Novaja Semlja in einigermassen günstigen Jahren reife Früchte erzeugen". Im ungünstigen Jahre 1891 fand er reife Früchte nur bei einer geringen Anzahl Arten. Auf Spitzbergen fand er (Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Spitzbergen. Tromso Museums Aarshefter, Bd. 20, 1897) bei etwa 40 % der sämtlichen Phanerogamen reife Früchte.

Cleve, A. (Zum Pflanzenleben in nordschwedischen Hochgebirgen. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Band 26, Afd. III, N:o 15) sagt (S. 101): „Beinahe alle Forscher, welche sich mit der arktischen Samenbiologie beschäftigt, sind zu der Überzeugung gelangt, dass arktisch-hochalpine Pflanzen hinter ihren südlicheren Schwestern in Bezug auf die Frequenz einer völlig durchgeführten Fruchtreife auffallend wenig oder gar nicht zurückstehen." Selbst fand sie (S. 59), dass die Samen der meisten Arten sich „offenbar" zur Keimfähigkeit entwickelten.

Baer, A. von (Végétation et climat de Novaja Semlja. Bull. scientifique publiée par l'academie imp. des sciences de Saint-Pétersbourg 1838) und

Holm, Th. (Novaia-Zemlja's Vegetation, særligt dens Phanerogamer. Dijmphna-Togtets zoologisk-botaniske Udbytte. Kiöbenhavn 1885) fanden (nach Ekstam, Tromso Museums Aarshefter, 18), dass es auf Novaja Semlja nur eine geringe Zahl von Pflanzen gibt, deren Früchte reifen. Ebenso führt

Loew, E. (Blütenbiologische Floristik) an, dass *Rubus Chamæmorus* (S. 98) auf Grönland und im Riesengebirge (nach A. Schulz), wie auch *R. saxatilis* (S. 99) auf Grönland (nach Lange) nur selten Früchte ausbilden.

Andersson und Hesselman (Spetsbergens och Beeren Eilands kärlväxtflora, S. 8) sagen: „Framhållas bör ock, huru oväntadt många de arter äro, hvilka icke eller sannolikt icke i våra dagar sätta mogen frukt inom området".

Waldgrenzgegenden habe ich wohl immer Blüten, aber nie Früchte gesehen, und auch die Einwohner kennen dort die Früchte dieses Krautes nicht. Herr V. Soriola in Utsjoki hat (nach freundlicher Mitteilung) die Fruchtentwicklung der besagten Pflanze in den sieben Jahren 1905 -1911 mit grossem Interesse genau verfolgt; trotz alljährlich reichen Blühens wurden Früchte nie ausgebildet. Sogar *Empetrum nigrum,* das sich sonst durch überaus reiche Fruchtbildung auszeichnet, fand ich 1910 und 1911 auf den weiten, offenen Sandebenen am Neiden-Flusse, im Nordosten von Enare, wie auch auf den Spitzen der Hügel nahezu durchgehends steril, während die Beeren in geschützter Lage reichlich vorkamen. Für das Blühen scheint das polare Klima wenig verhängnisvoll zu sein [1]), die Fruchtbildung kann jedoch ernstlich bedroht werden. Dazu muss noch hervorgehoben werden, dass die Fruchtbildung gar nicht mit der Reproduktion gleichbedeutend zu sein braucht [2]). Denn ganz wie füllige Zapfen sehr oft keine keimfähigen Samen enthalten, können auch die Samen der scheinbar vollausgebildeten Früchte wegen ungünstiger Bedingungen der Reifung ihre Keimfähigkeit eingebüsst haben. Ähnliche Erfahrungen lassen sich voraussichtlich allgemein gewinnen, teils in der Natur, teils durch Untersuchung ausserhalb ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete angepflanzter, aber vegetativ noch harter, blühender und vielleicht Früchte erzeugender Arten [3]). Hierin wird man, ohne Hilfe der gewöhnlich herangezogenen Hypothesen, wahrscheinlich die Ursache dazu finden, dass [4])

[1]) Die Aussage Schimpers (Pflanzengeographie, Jena 1898, S. 716): „Das für die vegetative Sphäre so ungünstige arktische Klima enthält keine ausgesprochen blüthenfeindlichen Elemente" scheint gut zuzutreffen.

[2]) Die oben zitierten Forscher scheinen dies nicht genügend anerkannt zu haben; an exakten Keimungsversuchen mit Samen aus arktischen und hochalpinen Gegenden fehlt es noch ganz. In verschiedenen Jahren muss übrigens das Ergebnis verschieden ausfallen; die Untersuchung sollte darum eine Reihe von Jahren umfassen.

[3]) Kirchner, Loew und Schröter (Die Coniferen und Gnetaceen Mitteleuropas) geben für die Lärche (S. 158) an, dass die Ausbildung der Samen häufig mangelhaft ist, besonders ausserhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes.

[4]) In der alpinen Region fanden (nach Schroeter, Pflanzenleben der Alpen, S. 632) Bonnier und Flahault 6 %, Kerner 4 %, Heer 3.8 % und in den obersten Teilen der alpinen Region gar keine einjährigen Pflanzen.

die perennierenden Pflanzen gegen die polaren Zonen und die alpinen Regionen immer stärker vertreten sind: die einjährigen sind zum Untergang verurteilt, vielleicht schon, wenn nur ein einziges Jahr die Samenbildung hemmt, oder wenigstens, wenn die spärlichen, aus später keimenden Samen etwa noch entstandenen Individuen ohne Nachkommen absterben. Je seltener die klimatischen Bedingungen die Samenreife ermöglichen und je kürzer die Lebenszeit einer Pflanzenart ist, um so kritischer wird ihre Lage an der Verbreitungsgrenze sein. Die Bedingungen der klimatischen Verbreitungsgrenzen der Arten gegen Norden und gegen die alpinen Regionen hin müssen, wenn dies allgemein zutrifft, in einer neuen Beleuchtung betrachtet werden.

Die unter Umständen gewiss wechselnde Dauer der Reproduktionsfähigkeit der Kiefer kann zwar nicht bestimmt werden, ihre Lebenszeit ist aber begrenzt, und die Samenjahre treten an der Waldgrenze äusserst selten ein. *Die Seltenheit der Samenjahre muss als der erste Faktor in der Biologie der Kiefer an der Waldgrenze hervorgehoben werden.* Bei der Beurteilung der Verschiebungen der Grenze des Kiefernwaldes tritt die eminente Bedeutung dieser Erscheinung immer hervor. Ich will die Sache durch zwei Beispiele beleuchten.

Auf einem sterilen Geröllboden (Lauttajärvenkuolppuna) verheerte der Brand vor 217 Jahren den Bestand. Grössere Bäume, die etwa 128-jährig waren (jetzt 335-jährig), blieben reichlich bewahrt. Die 43-jährige Verjüngung aber (jetzt 260-jährig) wurde, wie immer das Kleinholz, wahrscheinlich zum grossen Teil zerstört. Später, vor 145 Jahren, vernichtete das Feuer, wie die noch vorhandenen reichlichen Überreste beweisen, den grössten Teil der damals etwa 115-jährigen, noch jugendlichen Bäume. Sollte nach dem Samenjahre vor 150 Jahren eine Verjüngung stattgefunden haben, so wurde sie vollkommen vernichtet, denn diese Generation fehlt jetzt ganz. 85 Jahre später (etwa 1850) trat in den Waldgrenzgebieten ein reiches Samenjahr ein. Die Keimungsbedingungen waren vorzügliche, denn sie sind es noch, und die Samenbäume waren 276-jährig, ein Alter, wo unter Umständen noch Samen produziert werden können. Eine Verjüngung fand gleichwohl

nicht statt, denn die Reproduktionsfähigkeit des übrig gebliebenen Bestandes war erloschen. Jetzt ist der undichte Bestand 335-jährig, Zapfen sind äusserst spärlich vorhanden, sehr klein und meistens geschlossen. Wenn das nächste Samenjahr eintritt, werden die voraussichtlich ungefähr 400-jährigen im Absterben begriffenen und keiner Reproduktion mehr fähigen Überreste des jetzigen Bestandes sich nur als Monumente über dem Grab der Vergangenheit erheben.

An einer anderen Lokalität (nördlich vom Luolajärvi-See) war nach einem Waldbrand vor 177 Jahren um etwa 1760 eine befriedigende Verjüngung entstanden. Diese Verjüngung wurde aber durch einen neuen Brand etwa im Jahre 1820 stark verheert, und die übrig gebliebenen Bäume bildeten danach nur einen ganz offenen Bestand, der infolge der Freistellung langsam vertrocknet. Das Samenjahr 1850 gab zu keiner Verjüngung Anlass, obwohl die Keimungsbedingungen damals, wie auf allen 30-jährigen Brandflächen, vorzügliche gewesen sein müssen. Später ist der Bestand durch wiederholte Abholzungen immer mehr durchlichtet und der Vertrocknungsprozess dadurch wahrscheinlich noch beschleunigt worden. Die Bäume sind schwach, ihre Zapfen sehr klein. Nach dem kommenden Waldgrenzsamenjahre kann eine Verjüngung kaum mehr erwartet werden.

Diese Beispiele zeigen, wie Waldbrände sowie wahrscheinlich allerlei Eingriffe in den Bestandesschluss [1]) die Reproduktionsfähigkeit der Kiefer an der Waldgrenze ganz aufheben können. Ich will nur noch hinzufügen, dass alle diejenigen Bestände an der äussersten Waldgrenze der Kiefer, wo die Bäume ganz isoliert stehen, kaum mehr eine Verjüngung erwarten lassen. *Immer wieder tritt schliesslich der Mangel der Samenproduktion als das entscheidende Moment hinzu. Dadurch wird die Leichtigkeit verständlich, mit der eine starke und andauernde Depression der Waldgrenze der Kiefer, ohne Mitwirkung allgemeiner klimatischer Veränderungen, nach an und für sich nicht*

[1]) Holmgren, A. (Bidrag till kännedomen om norra Jämtlands fjällskogar) teilt hierin vollkommen meine Auffassung. Er sagt (S. 243): „I samma mån som skogsbeståndet utglesnas minskas barrträdens fröproducerande förmåga, och i samma mån den däraf betingade föryngringen." Beweise liefert er freilich nicht.

vernichtenden äusseren Eingriffen deren Besprechung in einer späteren Veröffentlichung erfolgen wird — *eintreten kann. Andererseits verbirgt sich hierin ebenso die Erklärung der Schwierigkeiten einer neuen Elevation oder Dilatation des Waldes sowie voraussichtlich des langsamen Verlaufes der Verbreitung der Pflanzen überhaupt unter extremen Bedingungen, welche die rein vegetativen Tätigkeiten und die Blütenbildung oft nur wenig beeinträchtigen, während die Samenentwicklung gehemmt wird.*

Verzeichnis der Abkürzungen. [1])

n = Gesamtanzahl beobachteter Individuen bezw. Fälle.
M = Mittelwert.
σ = Standardabweichung.
v = Variationskoeffizient.
r = Korrelationskoeffizient.
R = Regression.
m = mittlerer Fehler.
Bi = mittlere Intensität des Blühens (vgl. S. 3).
Bm = mittlere Blütenmenge (vgl. S. 4).
Bi ♂ = Intensität des männlichen Blühens.
Bi ♀ = Intensität des weiblichen Blühens.
Bit = mittlere Intensität des Blühens der Triebe.

[1]) Wegen der Zeichen n—m vgl. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre; es sei besonders hervorgehoben, dass der „mittlere Fehler" des Mittelwertes aus der Formel

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

berechnet worden ist.

Zitierte Arbeiten.

Aminoff, F. Ett memento vid inköp af skogsfrö. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1909.

—„— Skogsbiologiska studier inom Wilhelmina sockens fjälltrakter. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1907.

Andersson, G. Om talltorkan i öfra Sverige våren 1903. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1905.

Andersson, G. och Hesselman, H. Bidrag till kännedomen om Spetsbergens och Beeren Eilands kärlväxtflora. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar 1900, Bd. 26, Afd. III, N:o 1.

Baer, A. v. Végétation et climat de Novaja Semlja. Bull. scientifique publiée par l'Académie imp. des sciences de Saint-Pétersbourg 1838 (nach Ekstam, Tromsø Mus. Aarsh., 18).

Beissner, L. Mitteil. d. deutschen dendrologischen Gesellsch. 1898.

„— Mitteil. d. deutschen dendrologischen Gesellsch. 1903.

„— Handbuch der Nadelholzkunde, Berlin 1909, II. Aufl.

Blomqvist, A. G. Finlands trädslag. I. Tallen. Finska Forstföreningens Meddelanden 1881, Bd. III.

Boesemann. Mitteil. Thür. bot. Ver., N. F., 11. Heft, 1897 (nach Kirchner, Loew und Schröter).

Cleve, A. Zum Pflanzenleben in nordschwedischen Hochgebirgen. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 26, Afd. III, N:o 15, 1901.

Ekstam, O. Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Novaja Semlja. Tromsø Museums Aarshefter, Bd. 18, 1895.

—„— Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Spitzbergen. Tromsø Museums Aarshefter, Bd. 20, 1897.

Forsberg, G. E. Über die Geschlechtervertheilung bei Juniperus communis. Botan. Centr., Bd. 33, 1888.

Grenander, T. Kort handledning i vården af öfre Norrlands skogar, Stockholm 1909.

T. H. Föryngring och återväxt i Norrländska skogar. Årsskrift från Föreningen för Skogsvård i Norrland 1905.

Haacke, W. Entwickelungsmechanische Untersuchungen. Biol. Centr., Bd. XVI, 1896.

Hagemann, A. Furuens Frøsætning og Konglernes Indsamling under de nordligere Breddegrader. Den norske Forstforenings Aarbog for 1886.

Haglund, E. Ur de högnordiska vedväxternas ekologi. Akad. afhandl., Uppsala 1905.

Hartig, Th. Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands, Berlin 1851.

Heufler, v. *Pinus sylvestris*. Bot. Ztg. 1843, Jahrg. 1.

Hoffmann, H. Ueber Sexualität. Bot. Ztg. 1885, Jahrg. 43.

Holm, Th. Novaia-Zemlja's Vegetation, særligt dens Phanerogamer. Dijmphna-Togtets zoologisk-botaniske Udbytte. Kiøbenhavn 1885 (nach Ekstam, Tromsø Mus. Aarsh., 18).

Holmerz, C. G. och Örtenblad, Th. Om Norrbottens skogar. Bihang till Domänstyrelsens underdåniga berättelse rörande skogsväsendet, 1885.

Holmgren, A. Bidrag till kännedomen om norra Jämtlands fjällskogar. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1908, Fackupplagan.

Johannsen, W. Elemente der exakten Erblichkeitslehre, Jena 1909.

Kellgren, A. G. Trädgränserna i våra sydliga fjälltrakter. Öfversikt af K. Svenska Vet.-Akad. Förhandl. 1893, 50 Jahrg.

Kienitz, M. Vergleichende Keimversuche mit Waldbaum-Samen aus klimatisch verschieden gelegenen Orten Mitteleuropa's. Botan. Unters. herausg. von N. J. C. Müller, Bd. II,1, 1879.

Kihlman, A. O. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica, Vol. VI, 1890.

Kirchner, O., Loew, E. und Schröter, C. Die Coniferen und Gnetaceen Mitteleuropas, Stuttgart 1906.

Kjellman, Fr. Ur polarväxternas lif. In: A. E. Nordenskiöld, Studier och forskningar, Stockholm 1883.

Küster, E. Vermehrung und Sexualität bei den Pflanzen. Aus Natur und Geisteswelt, Bd. 112, 1906.

Lidforss, B. Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens. Pringsheims Jahrb. f. wiss Bot., Bd. 33, Jahrg. 1899.

Lindman, C. A. M. Bidrag till kännedomen om skandinaviska fjällväxternas blomning och befruktning. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 12, Afd. III, N:o 6, 1887.

Loew, E. Blütenbiologische Floristik des mittl. u. nördl. Europa, Stuttgart 1894.

Loreys Handbuch der Forstwissenschaft, Bd. I, 1903.

Maass, A. Tillgången på tall- och grankott hösten 1905. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1906.

—„— Tillgången på tall- och grankott i Sverige hösten 1906. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1906.

—„— Tillgången på tall- och grankott i Sverige hösten 1907. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1907.

—„— Tillgången på tall- och grankott i Sverige hösten 1908. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1909.

Middendorff, A. Th. v. Sibirische Reise, Bd. IV, Theil I, St. Petersburg 1864.

Norman, J. M. Indberetning fra Skogdirektøren for Tidsrummet fra Januar 1875 til 30 Juni 1880, Kristiania 1883 (nach Sylvén).

—„— Norges arktiske Flora, Bd. II, Kristiania 1895.

Nördlinger, H. Deutsche Forstbotanik, Stuttgart 1874—1876.

Pohle, R. Pflanzengeographische Studien über die Halbinsel Kanin und das angrenzende Waldgebiet, Th. I, St. Petersburg 1903.

Schimper, A. F. W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Jena 1898.

Schotte, G. Kott- och frötillgången innevarande säsong. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1903.

—„— Kott- och frötillgången under säsongen 1903—1904. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1904.

—„— Tallkottens och tallfröets beskaffenhet skördeåret 1903—1904. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1905.

—„— Godt tallfrö i Norrland innevarande år. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1909.

—„— Samla tallkott innevarande vinter. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1909.

—„— Skogsträdens frösättning hösten 1909. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt, H. 7, 1910.

—„— Skogsträdens frösättning hösten 1910. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt, H. 7, 1910.

—„— Skogsträdens frösättning hösten 1911. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1911.

Schotte, G. Norrländska tallfröets grobarhet år 1911. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1911.

Schroeter, A. Das Pflanzenleben der Alpen, Zürich 1908.

Schwappach, A. Die Samenproduktion der wichtigsten Waldholzarten in Preussen. Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen 1895., 27. Jahrg.

Sendtner, O. Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns, München 1854.

Skottsberg, C. Blütenbiologische Beobachtungen im arktischen Teil von Schwedisch Lappland 1900. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Band 27, Afd. III, N:o 2, 1901.

Sylvén, N. Om könsfördelningen hos tallen. Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1908.

Tubeuf, Fr. v. Pinus montana Mill. equisetiformis ist keine besondere Wuchsform. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft, 2. Jahrg., 1904.

Vaucher, J. P. Histoire physiologique des plantes d'Europe ou Exposition des phénomènes qu'elles presentent dans diverses périodes de leur développement, Paris 1841 (nach Kirchner, Loew, Schröter).

Vinassa, E. Beiträge zur pharmakognostischen Mikroskopie. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. VIII, Jahrg. 1891.

Westerlund, O. Rön angående den högnordiska granens frösättning. Årsskrift från Föreningen för skogsvård i Norrland 1894—1895.

—„— Barrträdens föryngring i fjälltrakterna. Tidskrift för Skogshushållning 1893.

Wichura, M. „Flora", Regensburg 1859 (nach Sylvén).

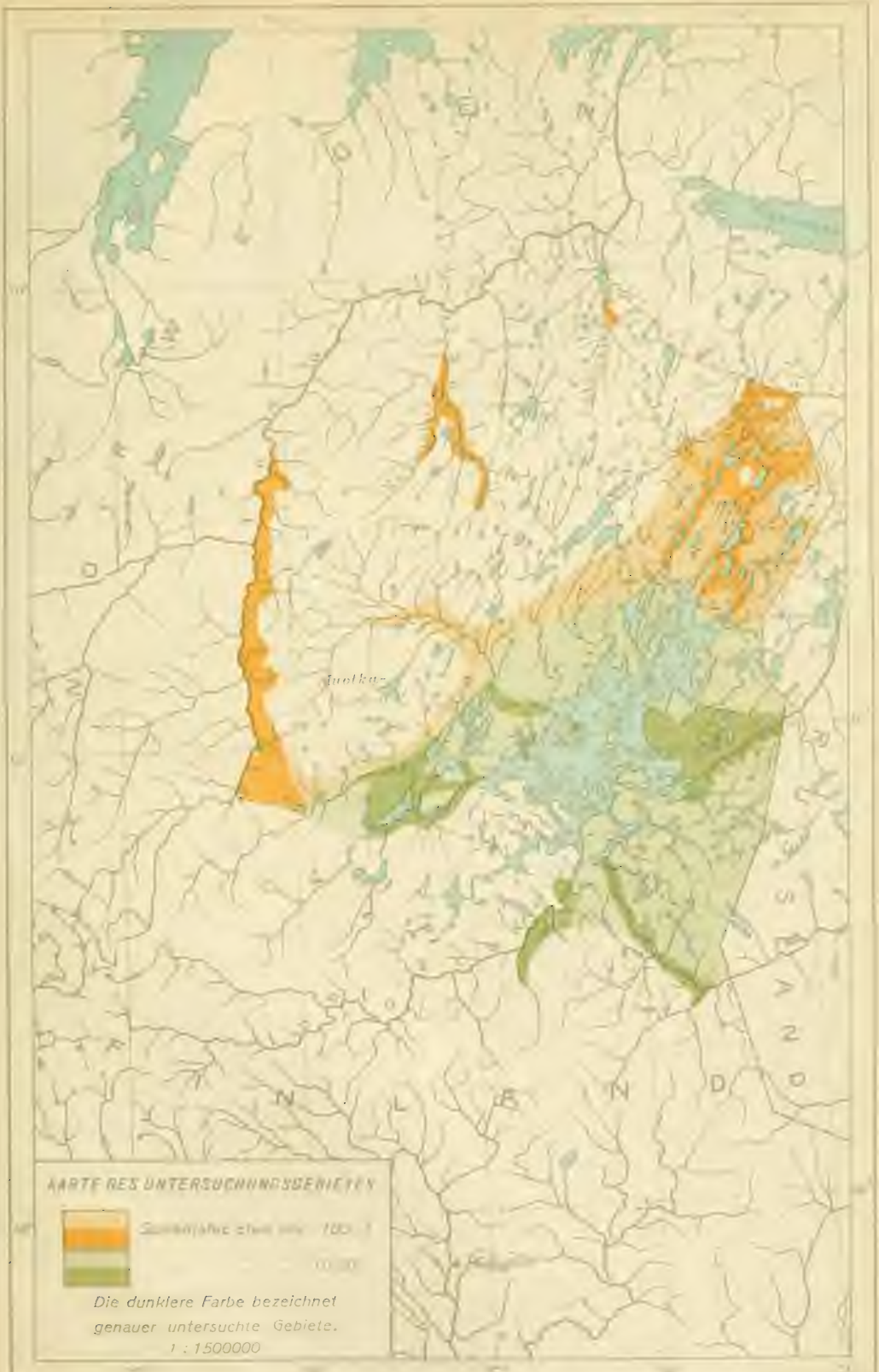
Wimmer, Fr. Flora silesiaca, 1829 (nach Sendtner).

Örtenblad, Th. Om den högnordiska tallformen. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 13, Afd. III, N:o 11, 1888.

—„— Om skogar och skogshushållning i Norrland och Dalarna. Bihang till Domänstyrelsens underdåniga berättelse rörande skogsväsendet, 1893.

—„— Skogen, dess ändamålsenliga afverkning och föryngring, Stockholm 1900.

—„— Anteckningar om trädens biologi, Stockholm 1902.


KARTE DES UNTERSUCHUNGSGEBIETES
Die dunklere Farbe bezeichnet genauer untersuchte Gebiete.
1 : 1500000

New York Botanical Garden Library
QL 21 .P5 R43
Renvall, August Vol/Die periodischen Ers
gen
3 5185 00006 8898